TAXA NUEVOS, NOMENCLATURA, REDEFINICIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES RELACIONADAS CON *POLYPODIUM COLPODES* KUNZE (POLYPODIACEAE, PTERIDOPHYTA)

J. Daniel Tejero-Díez¹ y Leticia Pacheco²

¹Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Carrera de Biología, Apdo. postal 314

 54090 Tlalnepantla, Estado de México.

 ²Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, Departamento de Biología, Botánica Estructural y Sistemática, Apdo. postal 55-535

 09340 Iztapalapa, México D. F.

RESUMEN

Se describen dos taxa nuevos para la ciencia: *Polypodium castaneum* Maxon ex Tejero y *P. colpodes* var. *venezuelense* Tejero. Se proponen dos combinaciones nuevas: *P. arcanum* Maxon var. *bakeri* (Davenp.) Mickel et Tejero y *P. colpodes* Kunze var. *oligomeron* (H. Christ) Tejero. El nombre *P. fuscopetiolatum* A. R. Sm. se coloca en la sinonimia de *P. colpodes* Kunze. Se presenta una clave de identificación, así como la descripción y datos de la distribución geográfica de los ocho taxa neotropicales ligados a *P. colpodes* Kunze.

Palabras clave: América, Polypodiaceae, Polypodium, taxonomía.

ABSTRACT

Two new taxa are described: *Polypodium castaneum* Maxon ex Tejero and *P. colpodes* var. *venezuelense* Tejero. Two new combinations are proposed, *P. arcanum* Maxon var. *bakeri* (Davenp.) Mickel et Tejero and *P. colpodes* Kunze var. *oligomeron* (H. Christ) Tejero. *Polypodium fuscopetiolatum* A. R. Sm. is placed in synonymy under *P. colpodes* Kunze. A key, descriptions and geographical distribution of the eight Neotropical taxa in the *P. colpodes* group are presented.

Key words: America, Polypodiaceae, *Polypodium*, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La circunscripción taxonómica de *Polypodium* es muy problemática. De él se han segregado numerosos complejos y géneros, muchos de los cuales contienen elementos heterogéneos que no son reconocidos universalmente (Hennipman et al., 1990). *Goniophlebium* C. Presl (Rödl-Linder, 1990), *Pecluma* M. G. Price (Price,1983), *Phlebodium* (R. Br.) J. Sm. (Smith, 1981) y *Pleopeltis* Humb. et Bonpl. ex Willd. (Weatherby, 1922) son ejemplos de tales grupos, entre los que, con frecuencia, se detecta la existencia de híbridos intergenéricos (Anthony y Schlepe, 1985; Gómez, 1975; Mickel y Beitel, 1987; Wagner y Wagner, 1975) que ponen a prueba los conceptos taxonómicos vigentes. De todas formas, los estudios de la sistemática de *Polypodium* (de la Sota, 1965, 1966; Maxon, 1903, 1916 a,b,c; Price, 1983; Weatherby, 1922, 1939, 1947, Hensen, 1990; Windham, 1993 y Neuroth, 1996) muestran que existe la tendencia a definir complejos naturales morfológicamente más homogéneos.

Polypodium, en su concepción más estrecha, se distingue por el tallo rizomatoso alargado y ramificado, hojas con pecíolo surcado en la superficie adaxial y lámina pinnatisecta a 1-pinnada (excepcionalmente una especie con lámina simple y tres o cuatro con la lámina más dividida) con los segmentos o pinnas no articulados al raquis; las esporas son monoletes, con la superficie típicamente verrugada a tuberculada. El número cromosómico conocido es n = 37; contado para P. arcanum var. arcanum (Evans, 1963) y en P. colpodes (Li, 1997).

El género incluye 110 a 120 especies, la mayoría concentradas en el Continente Americano y unas cuantas en el Viejo Mundo (Moran, 1995). Autores, como de la Sota (1973), Tryon y Tryon (1982) y Moran (1995), han dividido a las especies de América tropical (sin considerar al grupo de Polypodium vulgare L. que es de distribución circumboreal) en varios conjuntos artificiales, pero discrepan profundamente en su circunscripción taxonómica. Sin embargo, concuerdan en que el complejo P. loriceum L. (formado por especies que presentan escamas del rizoma clatradas) tiene su centro de diversificación en los Andes y que el resto de los grupos son de origen México-centroamericano. De estos últimos, las especies sin escamas laminares, incluidas actualmente en el grupo de P. plesiosorum Kunze de Tryon y Tryon (1982) o P. plesiosorum Kunze y P. dulce Poir. de Moran (1995), han recibido poca atención. Por tal motivo, Smith (1981), Stolze (1981) y Mickel y Beitel (1988) indican que en su definición subsisten problemas de circunscripción de subgrupos naturales y de especies. A decir de Moran (1995), "son una mezcla heterogénea de especies que requieren de estudio ya que su delimitación (actual) no es satisfactoria". Por ello, con el afán de aclarar algunos de estos problemas, con el presente trabajo comienza una serie de estudios taxonómicos de los miembros del grupo P. plesiosorum Kunze (de acuerdo con el criterio de Moran, 1995). En esta contribución se presentan taxa nuevos, cambios nomenclaturales, sinonimia, así como ampliación de la descripción y distribución de cinco especies de este grupo (*Polypodium arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare*), estrechamente relacionadas por su morfología.

MÉTODO

Los nombres y posible sinonimia, diagnosis y distribución de las especies se determinaron mediante consultas de la literatura florística y taxonómica. Entre las primeras, se obtuvieron datos de floras regionales de México, Centro y Sudamérica como: Ameneyro et al. (1995), Haufler et al. (1993), Knobloch y Correll (1962); Lorea y Velázquez (1998); Mickel (1992); Mickel y Beitel (1988); Moran (1995); Palacios-Rios (1995); Riba et al. (1996); Smith (1981); Stolze (1981); Tejero-Díez (1998); Tryon y Stolze (1993); Wiggins (1980). En Index filicum de Christensen (1906, 1913, 1917), Pichi-Sermolli et al. (1965); Jarrett et al. (1985) y Johns et al. (1996, 1997) se localizaron los nombres y las publicaciones para el análisis nomenclatural de las especies.

Ejemplares de herbario selectos, por presentar sus órganos completos y los colectados en campo por el primer autor en México y Costa Rica (depositados en IZTA y UAMIZ principalmente), se revisaron en detalle para aportar datos sobre la morfología del rizoma, escamas del rizoma, hoja, soros y esporangios. Esta información se incorporó a las descripciones de cada taxon, en las que se señalan los valores mínimo y máximo de los caracteres cuantitativos entre paréntesis con el valor promedio entre ellos. Los ejemplares examinados se dispusieron en orden de norte a sur y oeste a este respetando los límites políticos de las provincias en cada país.

RESULTADOS

Las especies del grupo de *Polypodium plesiosorum* se distinguen de los otros grupos del género por presentar: escamas del rizoma no clatradas, sin fascículos de tricomas en el dorso del punto de adherencia, hojas pinnatisectas a pinnadas, con las pinnas sésiles (adnatas), sursumcurrentes, ausencia de escamas laminares, vénulas anastomosadas al menos en los 2/3 proximales de los segmentos, una hilera de aréolas fértiles a cada lado de la vena media, ausencia de paráfisis soral. A su vez, *Polypodium arcanum*, *P. castaneum*, *P. colpodes*, *P. eatonii* y *P. flagellare* difieren del resto de los miembros del grupo de *Polypodium plesiosorum* por presentar escamas del rizoma recostadas a erectas, orbiculares a lanceolado-

subuladas, bicoloras con tonos rojizos a castaño-rojizos en la base o línea central y marfil el resto (o con dominancia de alguno de estos colores), y terminadas en un ápice piliforme de 0.2 mm o más, aréolas fértiles penta- y hexagonales (unión de la ramificación de las vénulas contiguas terminada en ángulo agudo u obtuso) y con propensión a formar una hilera marginal de aréolas estériles (sin vénula incluida) alterna a las fértiles. Los taxa considerados se pueden separar mediante la siguiente clave:

- 1. Escamas del rizoma rectas; lámina foliar pinnatisecta a pinnatipartida en toda su extensión o sólo con el primer par de segmentos pinnados y, en este caso, la lámina pubérula al menos en la superficie superior de la costa. Hemisferio norte de América.

 - 2. Segmentos de la lámina estrechos, lanceolados, oblongos o deltados; de presentar aréolas marginales estériles, éstas son salteadas e irregulares en la parte media del segmento; margen de los segmentos microcrenado, crenado o lobado; lámina pinnatisecta, sin lóbulos basales, generalmente pubescente al menos en la costa.
 - 3. Escamas del rizoma pubérulas en su superficie, de coloración predominantemente rojiza; lámina acintada (oblonga a oblongo-lanceolada) y estrecha (3:1 a 5:1) con más de 26 pares de segmentos; pecíolo laxamente hispídulo. Guatemala y El Salvador *P. castaneum*
 - 3. Escamas del rizoma glabras (o papiladas), de coloración bicolora con o sin predominancia del rojo o marfil; lámina ancha, deltoide, ovada a anchamente lanceolada (2:1 a 3:2), con menos de 25 pares de segmentos; pecíolo glabro, o con tricomas a lo largo del surco adaxial o en la porción distal.
 - 4. Tejido de la lámina glabro; lámina pinnatisecta en la base; pecíolo concoloro, pajizo; escamas del rizoma erectas a recostadas, con margen entero, eroso, con dientecillos o cilios laxamente dispuestos.

- 4. Tejido de la lámina hispídulo a puberulento al menos en la porción proximal de la superficie inferior de los segmentos; lámina con el primer par de segmentos generalmente pinnado; pecíolo bicolor (castaño en la cara abaxial y pajizo en la adaxial), en ocasiones totalmente castaño y excepcionalmente pajizo; escamas del rizoma recostadas, presentando margen papilado o con dientecillos dispuestos irregularmente en diferentes densidades.

 - 6. Segmentos basales en ángulo recto, estrechamente adnatos o sursumcurrentes, cortamente atenuados con la parte más ancha en la mitad, ápice redondeado a agudo.
- 1. **Polypodium arcanum** Maxon, Proc. Biol. Soc. Wash. 51: 38. 1938. *P. deltoideum* Liebm., Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturvidensk. Math. Afd., ser. 5. 1:190. 1849. (Mexic. Bregn.). nom. illeg., non Sw., 1788. Sintipos: México; Puebla, ca. Chinautla, *F. M. Liebmann Fl. Mex.* 155 (C!), 156 (C!, US!); *F. M. Liebmann s. n.* (B!, GH!, K!, P!, XAL!). Lectotipo: Se escoge aquí a *F. M. Liebmann Fl. Mex.* 156 (*F. M. Liebmann Pl. Mex.* 2598) (C!; Isolectotipo: US!).

Liebmann definió esta especie con base en unos cuantos individuos que colectó en la localidad de Chinautla, Puebla (en Mickel, 1987). En 1900, Underwood asentó en el ejemplar *Conzatti y González 7* (US!) la denominación de *Goniophlebium davenportii*, binomio que nunca se publicó. Maxon propuso el nombre sustituto de

P. arcanum, dado que el de P. deltoideum resultó ilegítimo por ser un homónimo posterior, pero no amplió la descripción. Mickel y Beitel (1988) y Mickel (1992) proporcionan descripciones más precisas, pero limitadas a las plantas de sus áreas de estudio; la siguiente complementa las ya existentes:

Rizomas esbeltos, (2.5) 3.4 (4.9) mm de diámetro (hasta 6 mm cuando húmedos), pruinoso-ceráceos, glaucos; filopodios ortósticos separados 0.5 a 2 cm; escamas del rizoma erectas, rectas, orbiculares, ovado-caudadas a lanceoladas, subuladas, planas a reduplicado-lineares, (2.2) 5.2 (8) mm de longitud por (0.5) 1.2 (1.8) mm de ancho, derechas, papiráceas o cartáceas, bicoloras ferrugíneas a anaranjadas en las áreas basal-centrales y el resto de color marfil (en ocasiones domina el anaranjado o el marfil), ápice piliforme hasta de 2.0 mm, margen entero o con dientes dispuestos laxa e irregularmente en dirección basípeta (e incluso con algún cilio esporádico), superficie glabra, en ocasiones con papilas o pelillos en el esqueleto de las celdillas. Hojas péndulas, suberectas e incluso erectas, de (6.3) 25 (40) cm de longitud; pecíolo medianamente largo, ocupando (2/7) 2/3 (4/5) de la longitud de la hoja, frecuentemente de color pajizo-rosado a pajizo, glabro a glabrescente en dirección acrópeta; lámina pinnatisecta, ovada a anchamente lanceolada, (3) 8 (16) cm de ancho, proporción ancho/longitud (2/3) 3/5 (1/1), porción apical con los segmentos reducidos en forma graduada o terminando con un segmento subconforme de 0.5 a 9.5 cm de longitud; segmentos (2) 8-9 (15) pares, estrecha a anchamente deltados a oblongo-deltados, sursumcurrentes, parte proximal generalmente dilatada y en ocasiones paralela, ápice agudo a redondeado, margen inconspicuamente crenado, los pares mayores (suprabasales a medios) de 1.5 a 8.5 cm de longitud y 0.4 a 2 cm de ancho, el par basal opuesto a subopuesto, surcurrente y generalmente hendido en el margen inferior proximal (sin formar lóbulo), descendentes (100 a más de 135°), segmentos medios en ángulo recto y los apicales poco ascendentes; costa pajiza a pajiza con tintes rosados o francamente rosadorojiza, de glabrescente a densamente puberulenta en la superficie adaxial y glabra o en ocasiones puberulenta en la abaxial; venas glabras a puberulentas en ambas superficies, vénulas medianamente visibles a inapreciables, aréolas fértiles pentagonales y hexagonales, aréolas estériles discontinuas; tejido herbáceo grueso a cartáceo, glauco a verde claro, glabro o raramente glabrescente en ambas superficies, con frecuencia con tintes rosados a rojizos al lado de la costa y venas, indumento de tricomas simples, cateniformes, erectos, de 0.1 a 0.3 mm, translúcidos. Soros circulares, de posición inframedia a media, (1.5) 2 (3) mm de diámetro. Esporangios con 1 ó 2 epiparáfisis latero-apicales, capitados a simples, de 0.1 mm.

Se reconocen las siguientes variedades:



Fig. 1. *Polypodium arcanum* Maxon var. *arcanum*. TIPO: México; Puebla, ca. Chinautla, 1896, *F. M. Liebmann Fl. Mex. 156* (LECTOTIPO: C).

1a. Polypodium arcanum Maxon var. arcanum. (Fig. 1).

Ejemplares examinados: MÉXICO. Nuevo León. Santiago: trayecto de Cola de Caballo a la Laguna de Sánchez, 4-6 oct. 1975, R. Aguirre 579, 577, 565 (ENCB); ca. Cola de Caballo 25°23' N, 100°10' W, 31 oct. 1989, J. Á. Villareal y A. Carranza 5553 (MO). Galeana: 15 millas al SW, Salto Alamar cerca de Galeana, 2 jul. 1934, H. Mueller y M. Mueller 965 (GH, P, US); ibidem, F. L. Wynd y H. Mueller s. n. (MEXU). Tamaulipas. Ocampo: km 23.5 entre Ocampo y Tula, 22°54'02" N, 99°32'17" W, 10 ago. 2000, D. Tejero-Díez 4160 (IZTA). Gómez Farías: Rcho. El Cielo (Res. Biósfera), 23 sept. 1952, A. J. Sharp et al. 52036 (US). Sin datos de localidad: s/f, J. L. Berlandier 2178 (BM). San Luis Potosí. Tamasopo: km 82.5 fed. 70, entre Tamasopo y Río Verde, estación de microondas Tortugas, 21°53'26" N, 99°32'26" W, 11 ago. 2000, D. Tejero-Díez 4162 (IZTA). Veracruz. San Miguel del Soldado: San Miguel, 5 mzo. 1970, F. Ventura 652 (ENCB, MICH, NY). Acatlán: Cerro Acatlán, entre Acatlán y Naolinco, 15 km N de Jalapa, 30 ago. 1992, P. Hietz y U. Seifert 466 (XAL). Las Vigas: 22 km NW Jalapa, Pedregal Las Vigas, 3 ene. 1982, L. Bohs 1785 (GH). Acultzingo: Cumbres de Acultzingo, 22 feb. 1938, E. B. Copeland Herb. 16160 (MICH). Guanajuato. Victoria: 20 km de San Luis de La Paz carr. a Victoria, 12 jul. 1993, E. Carranza y E. Pérez 2649 (IEB). Querétaro. Landa de Matamoros: 2 km al W de El Humo, 21°18' N, 99°05' W, 1 oct. 1994, J. N. Labat 2569 (P); km 232 (fed. 120), inicio desviación a Valle de Guadalupe, 21°16'25" N, 99°09'32" W, 4 nov. 2000, D. Tejero-Díez 4253 (IZTA); 2 km de la desviación Paso del Lobo a Agua Zarca, 21°15'47" N, 99°07'10" W, 6 nov. 2000, D. Tejero-Diez 4261 (IZTA). Hidalgo. Chalpuhuacán: km 233 (fed. 85), entre Jacala y Chapulhuacán, 21°08'83" N, 98°58' W, 6 nov. 2000, D. Tejero-Diez 4264 (IZTA). Jacala: N de Jacala, 18 ene. 1935, O. M. Clark 7023 (MO); km 266 a 1/2 milla de Agua Fría, 3-5 jul. 1939, V. H. Chase et al. 7307 (F, US), 7292 (GH); ca. Jacala, 15 nov. 1937, L. A. Kenoyer 647 (F, MO); 6 millas NE Jacala, jul. 1941, R. W. Storer 8718 (MICH). Molango: Laguna de Atezca, Molango, 20°48'12" N, 98°44'41" W, 3 nov. 2000, D. Tejero-Diez 4250 (IZTA). Zacualtipán: 1 km al W de Carpinteros (4 km al SE de Zacualtipán), 20°34'28" N, 98°33'29" W, 3 nov. 2000, D. Tejero-Díez 4244 (IZTA). Agua Blanca: Cascada San Pedrito, a 2.5 km al NNW de Agua Blanca, 20°23'24" N, 98°14'22" W, 2 nov. 2000, D. Tejero-Díez 4240 (IZTA). Tenango de Doria: km 22, estatal 126, entre Metepec y Tenango de Doria, 20°18'57" N, 98°14'22" W, 1 nov. 2000, D. Tejero-Diez 4230 (IZTA); 3 km NE de Agua Blanca Iturbide, 22 jul. 1973, J. Gimate 1064 (CHAPA, ENCB, MEXU, UAMIZ). Acaxochitlán: ca. estación FFCC Honey (Pue.), 5 oct. 1909, C. G. Pringle 15644 (GH). Entre Tula et Tampico (probablemente entre Jacala y Chapulhuacán), nov. 1830, G. Mettenius 2178 (MO). Puebla. Honey: Estación FFCC Honey, 1 mayo 1904, C. G. Pringle 13294 (F,

GH, US). Huauchinango: 10 km SW Huauchinango, 20°07' N, 98°07' W, 27 jun. 1969, B. Marcks y C. Marcks 753 (ENCB, NY); Huauchinango (llevado vivo en marzo 1947 a Kew Gardens), 22 nov. 1961, Lefebvre 1407 (GH, K, MO). Zacapoaxtla: Zacapoaxtla (desviación Puebla-Cuetzalan), 19°52'13" N, 97°35'08" W, 23 oct. 2000, D. Tejero-Díez 4218 (IZTA). Teziutlán: Teziutlán, 6 sept. 1991, Ch. R. Orcutt 3991 (US). Esperanza: Esperanza, abr. 1922, J. A. Purpus 222 (US). Esperanza, 19 nov. 1907, G. Arsène 2191 (BM, GH, P+2, US). Mpio. indefinido: Villa Juárez, dic. 1950, H. Sánchez-Mejorada 664 (US); Xuchitl, dic. 1907, G. Arsène 10662 (US). Oaxaca. Teotitlán: 22-29 km NE Teotitlán a Huautla, 24 jul. 1971, J. T. Mickel 4516, 4167 (ENCB, NY). Ixtlán de Juárez: 2 millas E Ixtlán a Natividad, 25 jul. 1964, J. T. Mickel 1417 (NY, US); 2 km E Natividad a San P. Nolasco, oct. 1969, J. T. Mickel 4387 (MO, NY); 3 km al E Ixtlán, 24 jul. 1971, J. T. Mickel 5548 (ENCB, MEXU, MICH, MO, NY); 26 km N de Oaxaca, fed. 175, 24 ago. 1970, D. H. Norris y D. J. Taranto 16656 (CAS); km 142 (fed. 175) entre Ixtlán y Llano de las Flores, 17°23'03" N, 96°30'35" W, 29 dic. 2000, D. Tejero-Diez 4267 (IZTA, UAMIZ). Ixtepeji: km 181.5 (fed. 175) entre Las Ánimas y Oaxaca, 17°13'47" N, 96°34'18" W, 29 dic. 2000, D. Tejero-Díez 4269 (IZTA, UAMIZ). Central: San Felipe del Agua, 29 jul. 1983, Y. Saiki M-206 (F); cerro San Felipe (lad. norte), 13 oct. 1969, J. T. Mickel 4054 (CAS, ENCB, MEXU, NY); ibidem, 9 ago. 1962, J. T. Mickel 1174 (ENCB, MEXU). Tlacolula: N Sta. Ma. Albarradas, oct. 1969, J. T. Mickel 4356 (ENCB, NY). Sola de Vega: 26-28 km W cerca del Río Grutas de Guevara, Río del Vado, cerca Sta Ma. la Chixio, 9 oct. 1969, J. T. Mickel y R. L. Hellwig 3904 (ENCB, MEXU, MO). Miahuatlán: Llano Grande, 18 oct. 1995, J. Hinton et al. 26194 (MEXU, NY). Sin datos de localidad: jul.-ago. 1900, C. Conzatti y V. González 7 (P. US).

Forma biológica y microambiente: epífita sobre tocones o troncos, horquetas y ramas horizontales de encino principalmente y, en ocasiones, rupícola-humícola en roca ígnea o sedimentaria; rizomatosa colonial de hojas arqueadas a semierectas (incluso erectas en ejemplares pequeños), tempranamente caducifolia (otoño).

Hábitat: variedad mesofítica, frecuente en la Sierra Madre Oriental en México, pero localmente escasa a regular; en bosques de *Quercus*, *Quercus-Pinus*, *Juniperus-Quercus*, *Quercus-Pinus* y *Juniperus*, límites del bosque mesófilo de montaña, *Quercus-Liquidambar* y *Quercus* con cultivo de café, *Quercus* con elementos del bosque tropical caducifolio, excepcionalmente en matorral xerófilo en el límite inferior del bosque de *Quercus*; a (800-)2200(-2600) m de altitud, generalmente en sotobosque, cerca de arroyos, cañadas, lomas u hondonadas.

Distribución: México, Sierra Madre Oriental de Nuevo León y Tamaulipas a Oaxaca (principalmente en la vertiente de barlovento y en menor abundancia en la de sotavento); en Oaxaca se esparce ampliamente a través de las sierras del Nudo Mixteco en las vertientes continentales.

Discusión: a lo largo de su área de distribución, *Polypodium arcanum* var. *arcanum* es muy variable en la forma y coloración de las escamas del rizoma (de planas a reduplicadas; bicoloras o con dominancia de alguno de los colores) y en el grado y distribución de la pubescencia en la costa y venas (glabros a pelosos en ambas superficies, pero especialmente en la abaxial). *Polypodium arcanum* se puede confundir con *P. plesiosorum* y con *P. colpodes* (= *P. fuscopetiolatum*). Se diferencia de la primera por las escamas del rizoma recostadas y bicoloras (vs. adpresas y concoloras en tonos castaños a grises); de la segunda, por la coloración pajiza del pecíolo (vs. castaño al menos en la superficie abaxial), la forma deltada a oblonga de los segmentos (vs. lanceolada) y la lámina glabra (vs. glabrescente a pelosa al menos en la superficie abaxial). *P. arcanum* se diferencia de *P. eatonii* por carecer de un lóbulo proximal basiscópico traslapado al raquis en los segmentos basales (vs. lobulado); una discusión más amplia sobre el particular puede verse bajo *P. eatonii*.

1b. **Polypodium arcanum** Maxon var. **bakeri** (Davenp.) Mickel et Tejero, comb. nov. *P. plesiosorum* var. *bakeri* Davenp., Garden and Forest 4:155-156. 1891. TIPO: México, Michoacán, Pátzcuaro, cerca de Pátzcuaro, 14 nov. 1890, *C. G. Pringle 3352* (Holotipo GH!; Isotipos, B!, BM!, ENCB!, F!, K!, MO!, NY!, P! dos juegos). (Fig. 2).

Se diferencia de la variedad típica por tener el rizoma más robusto, (3.7) 5.1 (7.0) mm de diámetro, 9.5 mm cuando húmedo; las escamas del rizoma orbiculares a ovadas, largamente subuladas, planas, más largas y anchas, (5.1) 7.9 (10.4) mm x (1.0) 2.0 (2.6) mm, bicoloras con el punto de adherencia castaño-ferrugíneo a anaranjado y el resto del cuerpo de color marfil brillante, el margen es entero a laxamente dentado y por lo general con algunos cilios hasta de 1 mm. Las hojas son más largas y anchas, (24) 38 (49) x (9) 11 (16) cm, con mayor número de pares de segmentos, (8) 14 (28), lanceolados a oblongo-lanceolados; la costa es glabra en la superficie superior y glabra a glabrescente en la inferior; venas glabras en ambas superficies. Los esporangios carecen de epiparáfisis.

Ejemplares examinados: MÉXICO. **Durango**. El Salto: 75 millas E Villa Unión (Sin.), 3 sept. 1967, *R. L. Oliver 780 (a)* (MEXU, MO, NY). **Jalisco**. Mascota: laguna Juanacatlán, 14 jun. 1974, *C. L. Díaz L. 5157* (MICH). Purificación?: ca.



Fig. 2. *Polypodium arcanum* Maxon var. *bakeri* (Davenp.) Mickel & Tejero. TIPO: México, Michoacán, Pátzcuaro, ca. Pátzcuaro, 14 nov.1890, *C. G. Pringle 3352* (HOLOTIPO: GH).

Sta. Monica, 20° N, 104°30' W, 13 nov. 1952, R. McVaugh 14071 (MICH, US). Autlán: a 15 millas SSE de Autlán a Chante, 27 jul. 1949, R. L. Wilbur y C. R. Wilbur 1881 (MICH, US). Michoacán. Zinapécuaro: El Llanito, a 500 m SW de Jeráhuaro, oct. 1988, M. J. Jasso 40422 (IEB, MEXU). Charo: cerro La Espadilla, ca. de Las Mesas, 22 jul. 1987, J. S. Martínez 2125 (IEB, XAL). Morelia: Campanario, ca. Morelia, 12 sept. 1912, G. Arsène 8463 (GH, MO); 20 km al W de Cd. Hidalgo sobre carr. a Morelia, 21 jul. 1964, J. Rzedowski y E. de la Sota 18405 (ENCB). Quiroga: cerro El Despencadero, 20 mayo 1987, J. M. Escobedo 1369 (IEB, MEXU, NY). Tzintzuntzan: 7 km SW Tzintzuntzan, rumbo Cucuchuchu, 11 nov. 1987, J. Rzedowski 45712 (IEB, MEXU). Queréndaro: Otzumatlán (Real de Otzumatlán), 11 km al SE de Queréndaro, 24 jul. 1986, J. Rzedowski 39995 (IEB). Pátzcuaro: lado SW cerro El Frijol, 31 oct. 1985, H. Díaz Barriga 1684 (IEB, MEXU); hills of Pátzcuaro, 12 sept. 1912, R. L. Oliver et al. 780 (GH, MO); ca. Los Tanques, km 34.5 carretera estatal 41 entre Pátzcuaro y Tacámbaro, 19°27'36" N, 101°36'49" W, 1 feb. 2002, D. Tejero-Díez 4319 y S. Zamudio (IZTA). Uruapan: km 16 carr. Uruapan-Los Reyes (vía Paricutín), 2 sept. 1958, J. H. Beaman 2420 (GH). Aguililla: 12 km NW de Aguililla rumbo Dos Aguas, 11 jul. 1985, J. C. Soto-Nuñez 9266 (MEXU). Guerrero. Chichihualco: 1 km al W de El Carrizal, por el camino de Filo de Caballo a Chichihualco, 3 jul. 1980, F. G. Lorea 639 (FCME); Leonardo Bravo: a 3 km al SE camino Chichihualco a Filo de Caballo, 17°36'36" N, 99°7' W, 19 sept. 1997, J. C. Soto-Nuñez 4531 (FCME). Chilpancingo: 3 km al W del caserío del Parque Estatal de Omiltemi, 9 jul. 1984, J. C. Soto-Nuñez 1129, 1163a (FCME).

Forma biológica y microambiente: epífita en troncos de *Quercus* y en ocasiones rupícola; rizomatosa de hojas arqueadas o péndulas, laxamente separadas, tempranamente caducifolia (otoño).

Hábitat: variedad mesofítica, en bosques de clima estacional como los de *Quercus*, *Quercus-Pinus*, bosque mesófilo de montaña con dominancia de *Quercus*, *Pinus-Quercus* y matorrales secundarios derivados de las comunidades anteriores, a (1000) 2200 (2550) m de altitud, esciófila en cañadas, sotobosque, laderas de orientación norte, orillas de arroyos, etc.

Distribución: principalmente las laderas de la Sierra Madre Occidental y del Sur en México; de Durango a Michoacán y Guerrero (probablemente Oaxaca).

Discusión: el ejemplar *Pringle 3352* llamó la atención de G. E. Davenport, según correspondencia depositada en K. El 31 de diciembre de 1890 el mencionado

autor escribió a J. H. Baker indicando que esta colecta podría representar una especie nueva caracterizada por tener pinnas (segmentos) fuertemente crenadas y el tipo de escamas largas, claras y ciliadas. Sin embargo, Baker contestó que se trataba de *P. plesiosorum*. Davenport (1891) decidió describir el material como una variedad de *P. plesiosorum* "with larger, broader fronds, more strongly serrate pinnae, lower ones obtusely lobed, and the unusual stout rhizome densely clothed with large, long and beautifully ciliated pale scales." En realidad, estos caracteres se traslapan en parte con la variación extrema de los ejemplares de *P. arcanum* var. *arcanum* que crecen en lugares muy protegidos a lo largo de la Sierra Madre Oriental. Sin embargo, la constancia de los rasgos diferenciales aquí considerados, aunados a la distribución disyunta, justifican el reconocimiento de la variedad.

2. **Polypodium castaneum** Maxon ex Tejero sp. nov. (Fig. 3). TIPO: Guatemala. Depto. Sta. Rosa, Cieneguilla, octubre 1892, *E. T. Heyde y E. Lux 4093* (Holotipo US!).

P. colpodi Kunze affine sed rhizomatis squamis pilosis, cupreis, lamina linearioblonga, plus quam 26 paribus segmentis instructa differt.

Rizomas esbeltos, 3.1 a 4.9 mm de diámetro, no pruinosos; filopodios ortósticos separados 1.7 cm; escamas del rizoma recostadas, no flexuosas, ovadas a anchamente lanceoladas con las porciones apicales largamente atenuadas (subuladas), planas, las del meristemo más largas ((8.1) 8.3 (8.7) mm) que las del cuerpo ((2.3) 4.7 (6.2) mm de longitud) y más angostas ((0.9) 1.1 (1.2) mm) que las del cuerpo ((0.5) 1.2 (1.6) mm de ancho) respectivamente, apergaminadas a papiráceas, subbicoloras con las bases de color rojo oscuro y el resto del cuerpo cobrizo a ferrugíneo, base ligulada, ápice piliforme, de 0.5 a 2.1 mm de longitud, margen con papilas o dientecillos e incluso algunos cilios esporádicos (la densidad es muy variable), indumento de la superficie superior con tricomas y papilas o tricomas laxamente dispuestos. Hojas de 37 a 89 cm de longitud; pecíolo corto, de (1/10) 1/5 (2/3) del largo de la hoja, concoloro, castaño a castaño-verdoso, opaco, laxa a medianamente hispídulo; lámina pinnatisecta excepto en el primer o los dos primeros pares de segmentos, oblongo-acintada, (8) 9.3 (13) cm de ancho, proporción ancho/longitud (1/10) 1/5 (1/4), porción apical con los segmentos reducidos en forma graduada o terminando con un segmento subconforme; segmentos (26) 36 (49) pares, triangulares a oblongo-lanceolados, los mayores (medios) de 4 a 6.5 cm de longitud y 1.0 a 1.2 cm de ancho, sursumcurrentes, parte suprabasal constreñida y en ocasiones oblonga, ápice obtuso a redondeado, margen entero a levemente crenado, el par basal opuesto, adnato o algo dilatado, con una hendidura basiscópica proximal



Fig. 3. *Polypodium castaneum* Maxon ex Tejero TIPO: Guatemala. Depto. Sta. Rosa, Cieneguilla, *E. T. Heyde y E. Lux 4093* (HOLOTIPO: US).

extendida hasta la vena principal del segmento, dispuesto en ángulo recto, segmentos medios también en ángulo recto, en ocasiones excavados en el margen acroscópico cerca de la base, segmentos apicales poco ascendentes (80°); raquis y costa, verdosos a verdoso-pajizos, hispídulos en ambas superficies; venas hispídulas en ambas superficies, vénulas resaltadas, aréolas fértiles pentagonales, ocupando 90% del espacio entre la vena y el margen, aréolas estériles muy raras; tejido herbáceo, delgado, verde oliváceo, hispídulo en ambas superficies pero con mayor densidad en la abaxial, indumento de tricomas simples, erectos, cateniformes, de 0.3 a 0.5 mm, translúcidos. Soros circulares, de posición inframedia a media, 1.5 mm de diámetro. Esporangios con 0 a 1 epiparáfisis simples, de 0.08 mm o menos.

Paratipo: El Salvador. Depto. Sonsonate, cerca de la cúspide del Cerro Verde, *T. B. Croat 42213* (MO!).

Hábitat: bosques tropical y templado, de clima estacional, entre 1200 y 2000 m s.n.m.

Distribución: Guatemala, El Salvador.

Discusión: el ejemplar *Heyde y Lux 4093* (US) fue anotado con el nombre de *Polypodium castaneum* por Maxon en 1906, binomio que nunca se publicó, como lo hizo notar A. R. Smith sobre el mismo ejemplar en 1977. Stolze en 1979 lo determinó como *P. fuscopetiolatum*.

Polypodium castaneum está relacionada con P. colpodes (= P. fuscopetiolatum), con la cual es simpátrica en Guatemala y El Salvador. La nueva especie se diferencia de P. colpodes por la forma de la hoja que es oblonga (acintada) a levemente lanceolada (vs. triangular o deltada a oblongo-triangular), el mayor número de segmentos (más de 26 vs. 7 a 25), escamas del rizoma de color cobrizo (vs. rojizo en la porción central y marfil en los márgenes), presencia de tricomas en la superficie (vs. glabro a papiloso), la pubescencia y coloración castaña opaca del pecíolo (vs. glabro y bicolor y/o castaño, brillante), entre otros. El nombre de la especie hace alusión a la coloración del pecíolo, raquis y costa.

- 3. **Polypodium colpodes** Kunze, Linnaea 23: 276, 316. 1850. (Fig. 4). TIPO: Guatemala. *J. Warszewicz 54* (Holotipo LZ destruido; aquí se selecciona como lectotipo a *J. Warszewicz 54* B! (20 008 7628); probable isolectotipo: *J. Warszewicz 1857* (1849?) "Herb. G. Mettenius" B! (20 008 7630).
 - P. fuscopetiolatum A. R. Sm., Amer. Fern J. 70: 24. 1980. TIPO: México. Chiapas: 6 a 8 km al WNW de Soyaló, D. E. Breedlove 37155 (Holotipo DS).



Fig. 4. *Polypodium colpodes* Kunze var. *colpodes*. TIPO: Guatemala, *J. Warszewicz 54* (LECTOTIPO: B).

Smith (1980) asignó el nombre de *P. fuscopetiolatum* para esta especie de amplia distribución; sin embargo, el binomio *Polypodium colpodes* Kunze en 1850 propuesto para el ejemplar *Warszewicz 54*, coespecífico, fue publicado válidamente casi un siglo antes. Por tal motivo y con base en el principio III y artículo 11 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Greuter et al., 2000), la denominación de Kunze debe aceptarse.

En la descripción original de Kunze hay varios errores, tales como apuntar que el ejemplar tipo fue colectado en Venezuela y que es muy similar a P. affine M. Martens et Galeotti (= P. martensii Mett.) del grupo de Polypodium dulce. Tocante al sitio de colecta, en el ejemplar Warszewicz 54 (B) la palabra Venezuela se encuentra tachada y se puede leer claramente que fue colectado en Guatemala. La bitácora de Warszewicz muestra que este colector no estuvo activo en Venezuela (A. R. Smith, com. pers. en febrero 2002). Con respecto a la comparación con otros miembros de Polypodium, el ejemplar tipo carece de rizoma y no se observan las escamas que diferencian a Polypodium colpodes de las especies del grupo con el que se relaciona por tener las vénulas anastomosadas como P. plesiosorum, P. hispidulum Bartlett y P. arcanum. Sin embargo, la coloración castaña de la superficie inferior del pecíolo, raquis y costa, la lámina triangular o deltada a oblongotriangular, pinnatisecta con el par basal de los segmentos pinnados, segmentos lanceolados, la coloración verde-grisácea de la lámina y la presencia de tricomas laminares en la superficie abaxial, diferencian a P. colpodes de los taxa mencionados.

En ejemplares de herbario, plantas de esta especie han sido anotadas con nombres alusivos a la coloración glauca de la lámina; sin embargo, tales binomios al parecer no han sido publicados válidamente.

Se reconocen las siguientes tres variedades:

3a. Polypodium colpodes Kunze var. colpodes

La siguiente descripción complementa la breve diagnosis latina de Smith (1980):

Rizomas 2.5 a 4.5 mm de diámetro (7 a 11 mm cuando húmedos); filopodios ortósticos separados de 1 a 1.8 cm; escamas del rizoma con los cuerpos apicales recostados a suberectos, no flexuosas, lanceoladas a orbicular-cuspidadas, subuladas, planas a reduplicadas, (3) 4.7 (7.5) mm de longitud por (0.5) 1.1 (4.5) mm de ancho, papiráceas o cartáceas, bicoloras, con la base o porción central anaranjada a ferrugínea y el resto del cuerpo de color marfil, en ocasiones domina el color marfil o el rojizo, base redondeada, ápice piliforme de 0.4 a 2 mm, margen laxa a densamente papilado a microdentado (incluso con algún cilio esporádico en algunos

ejemplares), superficie sin indumento, en ocasiones con papilas (por excepción muy laxamente pelosa). Hojas (12) 37 (52) cm de longitud; pecíolo de tamaño mediano, de (1/5) 2/5 (3/5) del largo de la hoja, generalmente bicoloro, pajizo en la superficie adaxial y castaño obscuro a negro brillante en la abaxial, en ocasiones concoloro, castaño brillante, glabro o excepcionalmente glabrescente en el canal en dirección acrópeta; lámina pinnatisecta excepto el primer par de segmentos, triangular o deltada a oblongo-triangular, (11) 14 (22) cm de ancho, proporción ancho/longitud (1/3) 3/5 (4/5), porción apical con los segmentos reducidos en forma graduada o terminando con un segmento subconforme hasta 6 cm de longitud; segmentos (7) 18 (25) pares, en general lanceolados a oblongo-lanceolados, margen inconspicuamente crenado, opuestos a subopuestos, los del par basal surcurrentes, excavados en el margen basiscópico proximal hasta la vena principal, en ángulo recto a descendentes (95°), segmentos medios y apicales en ángulo recto a ascendentes (70°); raquis y costa bicoloros, pajizos en la superficie adaxial y castaños brillantes a negros en la abaxial, puberulentos a glabrescentes en ambas superficies (glabros en la inferior en algunos ejemplares); venas laxamente puberulentas en ambas superficies y vénulas medianamente visibles a inapreciables, aréolas fértiles pentagonales a hexagonales, ocupando 60 a 75% del espacio entre la vena y el margen, aréolas secundarias discontinuas; tejido de la lámina herbáceo grueso a cartáceo, verdegrisáceo en la superficie adaxial y glauco en la abaxial, puberulento o hispídulo a glabrescente en ambas superficies (en ocasiones glabras en la abaxial), indumento de tricomas simples, erectos, cateniformes, de 0.1 a 0.5 mm, translúcidos. Soros de posición inframedia a media, (0.8) 1.6 (2) mm de diámetro. Esporangios con 0 a 3 epiparáfisis simples a capitados, de 0.1 mm.

Ejemplares examinados: MÉXICO. **Sinaloa**. Concordia: 35 millas E Villa Unión, 3 sept. 1967, *R. L. Oliver et al.* 739 (MEXU, MO, NY). **Nayarit**. Tepic: 10-16 km del entronque de la carr. Izote-Jalcocotán, camino a El Cuarenteño, 21°28' N y 105° W, 2 oct. 1933, *G. Flores-Franco et al.* 2932 (MEXU); km 5-10 terracería a El Cuarenteño que inicia 300-400 km al W de El Izote, 6 oct. 1987, *O. Téllez 10876* (MEXU); km 5 camino a El Cuarenteño, 21°29' N, 104°54' W, 17 oct. 1989, *O. Téllez 12367* (MEXU, US); a 11 km sobre la desv. a El Cuarenteño, carr. Tepic-Miramar, 4 oct. 1989, *R. E. González y E. Velázquez 856* (MEXU); a 12-17 km al NW de Tepic sobre terracería al El Cuarenteño, que sale a 300 m adelante de El Izote, camino Tepic-Miramar, 21°30' N y 104°55' W, 9 sept. 1985, *O. Téllez 9165* (IEB, MEXU, UAMIZ); a 8 km sobre la desv. a El Cuarenteño, carr. Tepic-Miramar, 14 jul. 1990, *R. E. González 1016* (MEXU); barranca al W de La Noria 8.7 km sobre la desv. a El Cuarenteño, carr. Tepic-Miramar, 2 oct. 1989, *R. E. González 794*, 795 (MEXU); a 8 millas W Tepic, 10 sept. 1960, *R. McVaugh 18898* (MEXU, MICH, MO, NY). San Blas: río cerca 3 millas E de Jalcocotán,

6 ago. 1970, D. H. Norris y D. J. Taranto 14966 (MEXU); a 3 millas NE Puga, 22 ago. 1959, Ch. Feddema 886 (MICH). Jalisco. San Marcos: Hda. San Marcos, arriba de Acueducto, 17 jul. 1905, P. Goldsmith 33 (MICH). Mascota: El Agostadero, 26 oct. 1985, E. Sahagún 16157 (UAMIZ). Talpa: Arroyo Las Cruces, 26 ago. 1971, R. González Tamayo 294 (ENCB, MEXU, MICH); entre Caule y La Cumbre Blanca, 2 sept. 1971, R. González Tamayo 360 (ENCB, MICH); entre El Caule y El Encino, 18 sept. 1971, R. González Tamayo 388 (ENCB, MEXU, MICH, NY). Unión de Tula: 10 km E de La Calera en carr. fed. 80, 19°20' N, 104°38' W, 10 sept. 1986, K. Swagel 126 (F). Autlán: a 10 millas SSW Autlán por fed. 80, 14 ago. 1966, R. Kral 27650 (ENCB, MO); a 16 millas SW de Autlán, 7 oct. 1960, R. McVaugh 19985 (MEXU, MICH). Tamazula: cerca de Agua Hedionda 1.5 km al E del Aserradero sobre el camino a M. M. Diéguez, 26-27 oct. 1973, J. Rzedowski y R. McVaugh 1103 (CR, ENCB, MEXU, MICH); Agua Hedionda, km 60 a M. M. Diéguez, 27 oct. 1973, C. L. Díaz Luna 4523 (MICH). Cihuatlán: 14-15 km al NW de Minatitlán (Col.), 2-3 km al SW de Telcruz, 19°29'16" N, 104°08'06" W, 12 oct. 1988, R. Cuevas y G. López 3281 (MEXU); vereda San Miguel Ayotitlán, 29 jun. 1990, A. L. Cárdenas et al. 109 (MEXU). Tecalitlán: cerca de Pto. Resbaloso, 44 km SSE Cd. Guzmán, ago. 1988, M. Fuentes 514 (CHAPA, MICH, NY), 595 (NY). Municipio indefinido: El Cuale, 14 sept. 1974, C. L. Díaz Luna 5410 (CHAPA). Colima. Comala: 1.5 millas arriba de la Hda. San Antonio, faldas SW Nevado de Colima, 11 ago. 1957, R. McVaugh 16103 (MICH, NY); a 45 millas NE de Manzanillo; ladera del volcán de Colima, s. f., G. Kennedy s. n. (US). Sin datos de localidad: E. Kerber 288 s. f. (B). Michoacán. Uruapan: Uruapan, 21 jul. 1950, D. Rotter 21358 (GH). Apatzingán: Las Barranquillas, 23 ago. 1941, W. M. C. Leavenworth v H. Hoogstraal 1791 (F, MO). Coalcomán: Puerto Zamora, 26 sept. 1938, G. B. Hinton 12249 (GH, K, MEXU, MO, NY +2). México. Temascaltepec: a 10 km W Temascaltepec (km 23, fed. 104), Salto de San Pedro, 7 ago. 1988, D. Tejero-Diez 2820 (IZTA); Rincón del Carmen, 15 sept. 1932, G. B. Hinton 1737 (K, MICH, NY). Sto. Tomás de los Plátanos: cortina de la presa, 31 ago. 1991, D. Tejero-Diez 3194 (IZTA). Tenancingo: km 18 (ca. Tlalpizalco) de la carretera Tenancingo a Zumpahuacán, 18°57' N, 99°37' W, 27 ago. 1988, D. Tejero-Díez 2867 (IZTA). Ixtapan de la Sal: km 51 entre Coatepec Harinas e Ixtapan de la Sal, 18°49'48" N, 99°42'24" W, 25 ago. 1985, D. Tejero-Diez 2139 (IZTA). Almoloya de Alquisiras: entronque Los Sabinos (a Ixtapan de la Sal) de la carr. fed. 140, 3 ago. 1985, D. Tejero-Díez 2074 (IZTA). Sultepec: km 15 entre Sultepec y Totolmaloya, cerca de Salayatla, 27 jul. 1986, D. Tejero-Díez 2520 (IZTA). Zacualpan: entre Tepatitlán y Almoloya de Alquiciras (carr. fed. 140), 4 ago. 1985, D. Tejero-Díez 2107 (IZTA). Guerrero. Taxco: Landa, 5 km al SW de Taxco camino Taxco a Ixcateopan, 7 jul. 1982, E. M. M. Salas 1237 (MEXU); a 7 millas N de Taxco, probablemente cerca de Acamixtla, 14 ago. 1953, W. E. Manning y

M. S. Manning 551018 (MEXU). Chichihualco: Atlixtac, Alcozacan, 2 km al E del camino Atzacoaloya a Hueycaltenango, 4 oct. 1981, F. G. Lorea 1684 (FCME); Yextla, 8 km después de la desviación, 17°36'6" N, 99°49'36" W, 20 sept. 1997, B. G. Hidalgo 1298 (FCME). Chilpancingo: 1 milla N Agua del Obispo, 1 jul. 1952, Ch. M. Rowell 2997 (MICH); 25 millas S de Chilpancingo, 26 jul. 1941, R. W. Storer 111 (MICH); W of Chilpancingo, 21 oct. 1944, A. J. Sharp 441424 (MEXU, US). Tixtla: 4 km W Tixtla, entre Tixtla y Chilpancingo, 17 ago. 1983, F. G. Lorea 1436 (FCME, US). La Unión: (Montes de Oca?) Vallecitos, 13 sept. 1937, G. B. Hinton 11390 (GH); 6 km delante del campamento Los Encinos, km 70 Zihuatanejo a Cd. Altamirano, 30 sept. 1983, F. G. Lorea 2533 (FCME). Atoyac de Álvarez: Atoyac, 6 km del entronque que va al poblado, 17°32'36" N, 99°54'19" W, 20 sept. 1997, B. G. Hidalgo 1404 (FCME); Las Delicias, 9 ago. 1985, F. E. Rojo 47 (F, FCME); desviación a Puente del Rey, 10 ago. 1985, J. R. Santos 94 (FCME). Dto. Mina, s. 1., 7 sept. 1936, G. B. Hinton 9451 (GH, MO, NY +2). Oaxaca. Putla de Guerrero: La Cueva a 31.6 km al N de Putla, 10 ago. 1985, R. Torres 7203 (MEXU, UAMIZ); 12 a 15 km S Putla (12 km N Mesones), oct. 1978, J. T. Mickel 6968, 7005 (ENCB, MEXU, NY); 24 km al N de Putla, 12 ago. 1964, J. Rzedowski 18642 (ENCB); 24 km N de Putla, 11 oct. 1969, J. T. Mickel 4025 y R. L. Hellwig (ENCB, MEXU, MICH, MO, NY, US); 5 km al SE de Pte. Grande, barranca El Cangrejo, 10 jul. 1988, E. Solano 471 (CHAPA, IEB); Putla-Sesteadero, 500 m al sur de Sesteadero rumbo a Miguel Reyes, 1 sept. 1988, E. Solano 527 (UAMIZ). Juquila Mixes: 5 a 29 km N San Gabriel, 10 ago. 1971, J. T. Mickel 6129, 6130, 6176, 6180 (ENCB, MEXU, MO, NY, US). Sta Ma. Chimalapa: 37 km N de S. P. Tapanatepec, 16°42' N, 94°09' W, 18 sept. 1986, Maya 3902 (CHAPA, NY). Sto. Domingo Zanacatepec: cerro Baúk Sur; 22 km N de S. P. Tapanatepec, 16°33'30" N, 94°10' W, 17 jul. 1985, T. Wendt et al. 4914 (CHAPA, MEXU, MO). Sola de Vega: 28 km S de Sola de Vega (km 105-107), 5 ago. 1964, J. T. Mickel 1661 (MICH, NY, US). Pluma Hidalgo: km 177.5 (fed. 175) entre Suchistepec y Pluma Hidalgo, 16°00'33" N, 96°31'23" W, 4 ene. 2001, D. Tejero-Diez 4270 (IZTA). Pochutla: 31 km N Pochutla a Miahuatlán, 15°56' N, 96°28' W, 1 ago. 1988, A. Campos 2075 (MEXU, NY); N Pochutla 26-80 km (Río Copalita), 28-29 sept. 1970, J. T. Mickel 5072, 5083, 5169 (MEXU, NY). Chiapas. Chicoasén: El Sumidero, 22 km N de Tuxtla Gutiérrez, 1 nov. 1971, D. E. Breedlove 21593 (MEXU). Soyaló: clínica La Hierbabuena, 17°11' N, 92°54' W, 14 feb. 1990, H. Heath y A. Long 2151 (MEXU). San Cristóbal de Las Casas: NE Cerro Hueytepec, 5 km W-WN de las cascadas, 19 abr. 1945, E. L. Little y A. J. Sharp 9870 (US). Ocozocoautla: 3 km N de Ocozocoautla a lo largo del camino a Mal Paso, 5 nov. 1971, D. E. Breedlove 21923 (MEXU). Tuxtla Gutiérrez: 2 km al N del mirador La Atalaya, camino al Ejido Tierra Colorada, 23 nov. 1998, Ma. G. Díaz et al. 5 (MEXU). Totolapa: 5 km W Teopisca, 26 nov. 1971, D. E. Breedlove 22867 (MEXU, NY). Ángel A. Corzo (Villa Corzo): entre Vicente Guerrero y S. Juan Custepeque, 20 oct. 1980, D. E. Breedlove 46618 (ENCB, NY); Cd. Vicente Guerrero a Finca Custepeques, 11 sept. 1976, D. E. Breedlove 40067 (MO). Frontera Comalapa: 6-8 km E desde Comalapa a Cd. Cuauhtémoc, 15 ago. 1972, D. E. Breedlove 26978 (MEXU, NY); a 6-8 km E Comalapa rumbo Cd. Cuauhtémoc, 22 oct. 1974, D. E. Breedlove 39083 (MEXU, MO, NY). Acacoyagua: Escuintla Salto del Agua, 3 ago. 1948, E. Matuda 18397 (F, MEXU, US). Motozintla: a 22-27 km NE Huixtla a Motozintla, 7 oct. 1972, D. E. Breedlove 28612 (MO). Huixtla: Huixtla, 1914-1913, C. A. Purpus 7223 (F, GH, US), 6858 (NY). Tapachula: Manga de Clavo, 23 sept. 1984, E. Ventura y E. López 333 (BM, ENCB, MEXU, MO, XAL). Tuxtla Chico: 2 millas SW de Guatemala carr. 200 a Tapachula, 20 ago. 1977, T. B. Croat 42237 (MO), 43770 (MEXU). Municipio indefinido: Finca Mexiquito, jun. 1913, C. A. Purpus 6555 (F), 6858 (F). Sin datos de localidad: 18 ago. 1947, E. Matuda 17005 (MEXU).

GUATEMALA. **Huehuetenango**. Arriba de San Antonio Huista, 28 sept. 1944, G. S. Goodmand e I. E. Melhus 3642 (F); a lo largo de la carr. panamericana, 4 millas E de Teopiscan, 13 ago. 1975, J. Watkins, D. B. Dunn y Le Doux 781 (ENCB); cerro Pueblo Viejo, above La Libertad, 20 ago. 1942, J. A. Steyermark 50988 (F. US). **Zacapa**. Sierra de Las Minas entre Río Hondo y Finca Alejandría, 11 oct. 1939, J. A. Steyermark 29648 (F). San Marcos. Cangutuz, ago. 1922, G. Salas 30 (US). Jalapa. Cerca de Jalapa, nov. 1940, P. C. Standley 76529 (F); entre Jalapa y S. Pedro Pinula-Montañas, 12 nov. 1940, P. C. Standley 77032 (F). Guatemala. Cerca de Guatemala, ago. 1921, A. L. Tonduz 852 (US). Sacatepéquez. Alotenango, 12 sept. 1995, M. Vélliz 93.3190, 95.5016 (MEXU); Alotenango, volcán cerca de Villa de Turrialba, 26 jul. 1977, M. A. Chrysler 5195 (MO). Sololá. Cerca del Pueblo San Jorge, 12 ago. 1936, W. R. Hatch y D. L. Wilson 317 (US); lado N lago Atitlán, 26 jun. 1965, T. B. Croat 688 (MO). Jutiapa. 3 millas W of Jutiapa, 09 sept. 1964, T. Elias et al. 852 (MO). Sta. Rosa. Jumaytepec, nov. 1892, J. Donn. Smith 4090 (MO); entre Jamay y Tepeque, nov. 1892, E. T. Heyde y E. Lux 4090 (D. Smith) (GH, NY, US). Suchitepéquez. Coyotenango, sept. 1922, U. Rojas 146 (US). Departamento indefinido: en Baltis, Barranca Sapote, jul. 1860, S. Hayes s. n. (GH, +2). Sin datos de localidad: 23 ene. 1929, F. Morton 496 (B); San Jerónimo, s/f., Salum y Godman s. n. (K).

HONDURAS. **Copán**. Los Naranjos, a 2 km al S de C. Copán, 22 ago. 1986, *R. A. Romero 18* (MO); a 2 millas SW Sta. Rita sobre arroyo Titorot, 27 ago. 1975, *A. Molina 30736* (F). **Fco. Morazán**. Zamorano, 37 km SE Tegucigalpa, 26 oct. 1984, *R. Maradiaga 59* (MO); aldea Yaguasire 10 km al S de Tegucigalpa, 30 sept. 1980, *I. Colindres 11* (XAL); quebrada Hierba Buena en Valle de Ángeles a 15 km NE de Tegucigalpa, 24 sept. 1983, *Rodheclotter 89* (CR); Villanueva, a 2 km al

E Tegucigalpa, 16 ago. 1981, *A. Molina 22* (MO); arriba del Zamorano sobre río Caparrosa, sept.-oct. 1948, *P. C. Standley 12803* (F); entre Zamorano y S. Antonio de Oriente, 9 ago. 1949, *P. C. Standley 22364* (F); cerca de Las Mesas, 2 sept. 1951, *P. C. Standley 28663* (F); SE Zamorano sobre río Orilla, 28 ago.1949, *P. C. Standley 23201* (F); 30 km E Tegucigalpa, 21 oct. 1987, *A. Mireya-Suazo 69* (F); km 20-25 a Sabana Grande al SE Tegucigalpa, 9 nov. 1966, *A. Molina 18657* (NY, US); montañas cerca de Tegucigalpa, 30 jun. 1918, *F. J. Dyer A-283* (US); Yaguasire a 10 km S Tegucigalpa, 30 ago. 1980, *R. Perdomo 79* (NY); Comayagüela, Residencia la Fuente, 15 sept. 1983, *S. Palma 170* (CR); Ocotepeque. 6 millas NE de Ocotepeque, sobre arroyo S. R. Mataras, 1 sept. 1975, A. *Molina 30945, 30953, 30983* (F). El Paraíso. El Chimbo a 10 km NE de Tegucigalpa, 10 nov. 1987, *S. Flores 94* (MO); 8 km W de Ojo de Agua, 19 oct. 1946, *L. O. Williams y A. Molina 10667* (F, US).

EL SALVADOR. Sta. Ana. Finca San Jorge cerca de Las Cruces, 9 ago. 1950, O. Rohweder 2681 (BM). Chalatenango. Ca. Huizúcar, río Las Lajas, El Salto, 2 nov. 1978, R. Seiler 719 (F, NY). Cuscatlán. Cojutepeque, cerro de Los Pavos, jul. 1991, D. García 131 (MO). San Salvador. Boquerón, volcán San Salvador, 28 jul. 1991, R. Seiler 1691 (MO); Candelaria, 27 sept. 1978, R. Seiler 584 (F, NY); Boquerón, volcán San Salvador 11 jul. 1978, R. Seiler 514 (NY); San Salvador, 1922, S. Calderón 1286 (GH, NY, US); Río Nanupa, cerca de La Palma, 22 sept. 1978, R. Seiler 573 (F). La Libertad. Colina de Sta. Tecla, sept. 1923, S. Calderón 1788 (GH); Sta. Tecla, barrancas de Bella Vista, 18 jun. 1949, L. O. Williams y A. Molina 16738 (US). Sonsonate. Camino a Cerro Verde, 9 jun. 1987, R. Seiler 1463 (MO); San Isidro a 3 millas al S lago Coatepec por carr. 8, 29 jul. 1977, T. A. Croat 42146 (MO); W de El Salvador, oct. 1930, L. Schultze Jena 679, 827 (B); Almenia, campos de lava del Pedregal San Isidro, alrededores del Cerro Alto (costado sur), 13°48' N, 89°32' W, 4 oct. 1996, J. L. Linares y C. A. Martínez 3574 (MEXU). Ahuachapan. S. Fco. Menéndez a 1 milla Pte. Imposible entre S. Fco. Menéndez y Tacuba, 28 jul. 1977, R. Seiler 1668 (MO); Naranjito a 3 km al S de Ataco, 21 jul. 1993, J. L. Linares 493 (MEXU). Sin datos de localidad: Finca San Nicolás, 1923, F. Choussy C3 (US).

NICARAGUA. **Jinotega**. 2 millas NW Jinotega a San Rafael, 7 ago. 1977, *T. B. Croat 43021* (MO). **Esteli**. 1 km al N del valle Las Cámaras, camino a San Nicolás, 12°55' N, 86°18' W, 23 sept. 1981, *P. P. Moreno 11263* (CR, MO); ca. de Esteli, 23 sept. 1981, *P. P. Moreno 11316* (CR, MO); 1 km al N de San José de La Laguna, 12°58' N, 86°20' W, 24 jun. 1982, *P. P. Moreno 16743* (CR). **Managua**. Sierra de Managua (ladera al Pacífico), 10 ago. 1910, *Chávez 21* (MICH); Sierra de Managua (Pacífico), 10 ago. 1910, *R. Bonaparte 21* (P); ca.

5 km al NE de El Crucero, camino a la Sierra de Managua cerca de la Hacienda Palmira, 12°01' N, 86°16' W, 25 ago. 1977, *W. D. Stevens et al. 3520* (ENCB, MEXU, MO); Casa Colorada y vecindad al S de Managua, 27 jun. 1923, *W. R. Maxon 7368* (US); Las Nubes en Casa Colorada, nov. 1976, *Gómez y Villa 6475* (CR). **Chontales**. NE de La Libertad, 12°12' N, 85°17' W, 23 sept. 1977, *W. D. Stevens 4035* (CR). **Granada**. La Fuente, Las Delicias, 23 jul. 1980, *M. Guzmán y col. 597* (CR); norte del Volcán Mombacho, 11°51' N, 85°56' W, 19 ago. 1989, *C. Sandino 1302* (CR). Volcán Mombacho, 2 jul. 1983, *A. Grijalva y A. Ayesta 2716* (CR).

COSTA RICA. Guanacaste. La Cruz: Parque Nal. Guanacaste, estación Cacao, sendero Maritza, 10°55' N, 85°28' W, 23 sept. 1996, *U. Chavarria* 1547 (INB); Liberia: Parque Nal. Rincón de la Vieja, 13 ago. 1992, J. Bittner 1636 (CR); ibidem, estación Las Pailas, Cañas Dulces, 10°46' N, 85°21' W, 1 nov. 1992, D. García 1 (CR, INB); ibidem, 1 nov. 1992, D. E. Breedlove 25616 (INB, MEXU, MO); ibidem, 14 mayo 1994, D. García 241 (CR, INB); ibidem, Curubandé, 10°47' N, 85°21' W, 23 mayo 1994, D. García 247 (INB); ibidem, Los Copelares, sendero al volcán, 10°49' N, 85°21' W, 23 oct. 1996, R. Espinosa 1614 (INB); ibidem, 10 ago. 1998, A. Rojas 4731 (INB); ibidem, D. Tejero-Díez et al. 4302 (CR, INB, IZTA); above San Isidro Coronado, dic. 1937, P. H. Allen 547 (GH, MO, US). Alajuela. Zarcero, 31 jul. 1937, A. Smith F4 (GH); región de Zarcero, 7 ago. 1937, A. Smith 7117 (F); a 10.6 millas NW de Bárbara, 20 ago. 1965, S. McDaniel 6682 (GH). Heredia. Ciudad Heredia, 15 ago. 1982, R. C. Moran 2395 (MO); Los Ángeles, 1912, M. Brenes s. n. (NY); Cd. Heredia (área no protegida), 10°00' N, 84°07' W, 8 feb. 1994, A. Rojas 2461 (INB, MEXU); Barba, entre Carrizal y Los Cartago en cordillera Volcánica Central, D. Tejero-Díez et al. 4303 (CR, INB, IZTA). Puntarenas. Monteverde: pié de Monteverde, Pacífico W, 10°18' N, 84°48' W, 29 oct. 1975, W. Burger y R. Baker 9624 (F, NY), s. n. (CR); Monteverde (área no protegida) valle río Guacanal (Pacífico), 10°18' N, 84°49' W, 4 sept. 1990, W. Haber 10078 (INB); Monteverde (área no protegida), 10°16' N, 84°50' W, 24 nov. 1990, W. Haber 10177 (CR, INB); Monteverde, bajo Reserva Natural El Tigre, 10°18' N, 84°48' W, 5 ago. 1992, W. Haber 11316 (CR, INB); Buenos Aires: Reserva Indígena Ujarrás, cordillera Talamanca, 09°16'30" N, 83°14'40" W, 6 sept. 1995, Q. Jiménez 1903 (CR, INB, MO); Coto Brus: Reserva Biol. La Amistad, 08°57' N, 82°49'56" W, 8 jul. 1994, W. J. Kress 94-4589 (CR); Sabalito zona protegida Las Tablas, 08°54' N, 82°45' W, 20 nov. 1996, A. Rojas 3301 (INB). Cartago. mzo. 1907, I. Beyer (E. Rosenstock herb.) 296 (B, NY). San José. San José: Parque Nal. San José, 09°55' N, 84°50' W 29 oct. 1987, E. Hennipman et al. 6552 (CR); San José, s/f, M. Valerio 1926 (CR); San Juan de Mata?, 1889, H. Pittier y T. Durán 626 (MEXU, P); cerca de La Verbena (cafetal) (por Alajuelita), ago. 1894, *H. Pittier y T. Durán 8796* (B, P); Aserrí: cerro Escazú-Tarbaca, 09°49′ 35″ N, 84°06′ 50″ W, 16 jun. 1996, *A. Rojas 2646* (CR, INB); 1 km N Tárbarea rumbo a Aserrí, 09°59′ N, 84°06′ W, 26 ago. 1979, *W. D. Stevens 13677* (MO); Escazú al sur de San José, cerro de Escazú a alto Raicero, 09°55′20″ N, 84°09′40″ W, 26 sept. 1993, *B. Hammel 19013* (CR, INB, MO); Santiago: WSW San José y 5 km NW Santiago Puriscal, 13 ago. 1970, *D. B. Lellinger 1558* (F, MO, US); NE de El Copey a lo largo río Blanco, 16 dic. 1925, *P. C. Standley 41904* (F, US); Dota, inmediaciones de Sta. María, 09°42′04″ N, 83°58′02″ W, 3 ene. 2002, *D. Tejero-Díez et al. 4312* (CR, INB, IZTA). Pérez Zeledón Rivas (área no protegida) Río Chirripó, 09°28′ N, 83°35′ W, 31 jul. 1996, *A. Rojas 2925* (INB). Provincia indefinida. Río Tavarés, s. f., *C. Hoffmann s. n.* (B); Cuericí, 15 sept. 1969, *L. D. Gómez 2367* (F). Sin datos de localidad: 29 jul. 1875, *H. Polakowsky 251* (B, BM, C).

PANAMÁ. **Chiriquí**. Finca Ojo de Agua a orillas del río Chevo, 08°52' N, 82°44' W, 9 oct.1981, *S. Knapp 1463* (MO); finca Hartman, cerca del cerro Punta, 08°52' N, 82°45' W, 22 ago. 1982, *C. Halmilton et al. 854* (MO); hills E of Audubon Cabin, S of cerro Punta, 08°52' N, 82°35' W, 12 jul. 1983, *C. Hamilton y K. Krager 3830* (MO), *3834* (MO).

COLOMBIA. **Magdalena**. Sta. Marta, ago. 1901, *H. H. Smith 1030* (B, BM, K, MICH, MO, MPU, NY, P, UC, US); Cd. Antigua rumbo al Alto Chimborazo, río Frío, 10°59' N, 70°04' W (sierra de Sta. Martha?), 26 jul. 1989, *S. Madriñan y C. E. Barbosa 536* (GH, MO); Sta. Minca, entre 12 y 15 millas (al SE?) de Sta. Martha environ, 14 Sep. 1917, *M. A. Carriker 43* (P, US).

Forma biológica y microambiente: epífita en troncos de diferentes especies de árboles a rupícola en peñones, taludes y sitios rocosos; rizomatosa colonial de hojas erectas a arqueadas, tempranamente caducifolia (otoño y, en Centroamérica, enero).

Hábitat: planta termófila, generalmente con pocos individuos en cada población, pero es frecuente encontrarla en el área de distribución. En México crece principalmente en los bosques tropical caducifolio, mesófilo de montaña, de *Quercus*, de *Quercus-Pinus*, de galería (ripícolas) y en árboles frutales tropicales entre 1000 y 1900 m s.n.m. A partir de Chiapas a Centro y Sudamérica también se encuentra en bosques tropicales premontanos, montanos bajo y medio, tanto subperennifolio como perennifolio, bosque de neblina, cafetales y en árboles frutales tropicales entre (180) 1200 y 1900 (2400) m.

Distribución: México (desde Sinaloa, generalmente a lo largo de la vertiente de barlovento de la Sierra Madre Occidental y del Sur), Centroamérica a Colombia (generalmente en las sierras paralelas al Océano Pacífico).

Discusión: *Polypodium colpodes* var. *colpodes* ha sido confundida en herbarios con *P. plesiosorum* Kunze por la forma de la lámina y con *P. hispidulum* Bartlett por la pubescencia del tejido laminar; sin embargo, se distingue de ellas por sus escamas independientes (vs. escamas adheridas al rizoma y entre sí de tal forma que es difícil separar una unidad completa), bicoloras en tonos rojizos y de color marfil (vs. concoloras o sub-bicoloras en tonos castaños), de textura uniforme (vs. pared de las células centrales engrosadas y esclerosadas y las paredes de las células marginales delgadas, sin esclerosamiento, aspecto especialmente diferenciado en *P. hispidulum*) y subuladas (vs. anchas y cortamente atenuadas). Además, se distingue de las especies citadas en este estudio (excepto *P. castaneum*) por la presencia de pubescencia en el tejido (vs. glabras). De *P. castaneum* se le puede separar por la arquitectura de la hoja.

3b. **Polypodium colpodes** Kunze var. **oligomeron** (H. Christ) Tejero, comb. nov. *P. loriceum* L. var. *oligomeron* H. Christ in Bommer et H. Christ, Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 35: 221. 1896. TIPO: Costa Rica, San José, La Verbena près Alajuelita, *L. Tonduz 8804* (Holotipo P!; Isotipo US!; imagen digital IZTA). (Fig. 5).

Se distingue de la variedad típica principalmente por la forma de los segmentos de la lámina, que son oblongos, estrechos, de 0.4 a 0.6 cm de ancho, ascendentes y algo falcados (vs. lanceolados, rectos o descendentes, 0.8 a 1.5 cm). Además, se puede observar que el pecíolo es de color pajizo a veces con tintes castaños en la base (vs. bicolor o castaño) y las escamas del rizoma tienen el margen entero o con muy pocas papilas (vs. con papilas o dientecillos laxos a densos).

Ejemplares examinados: HONDURAS. **Fco. Morazán**. Nueva Tatumba, *S. Palma 257* (NY).

COSTA RICA. **San José**. Río Blanco al NE de El Copei, *P. C. Standley 41904* (US); La Verbena près Alajuelita, *L. Tonduz 8796* (US); Tabarca: 1 a 2 km al S Tabarca, 5 jul. 1967, *J. T. Mickel 2394* (NY, US); al E de Sta. María, río Albo arriba de El Copei, *H. E. Stork 2987* (GH, MICH); Dota, inmediaciones de Sta. María en dirección a Copei, 09°39'15" N, 83°57'17" W, *D. Tejero-Diez 4311 y A. Rojas* (CR, INB, IZTA). **Cartago**. Turrialba, Tayutic-Jitoca, 9°47'15" N, 83°37'50" W, *A. Rojas 2026* (CR, INB). **Puntarenas**. Buenos Aires, entre Sipar y OTAN, 09°17' N, 83°13'51" *W, M. Valerio 70* (CR).

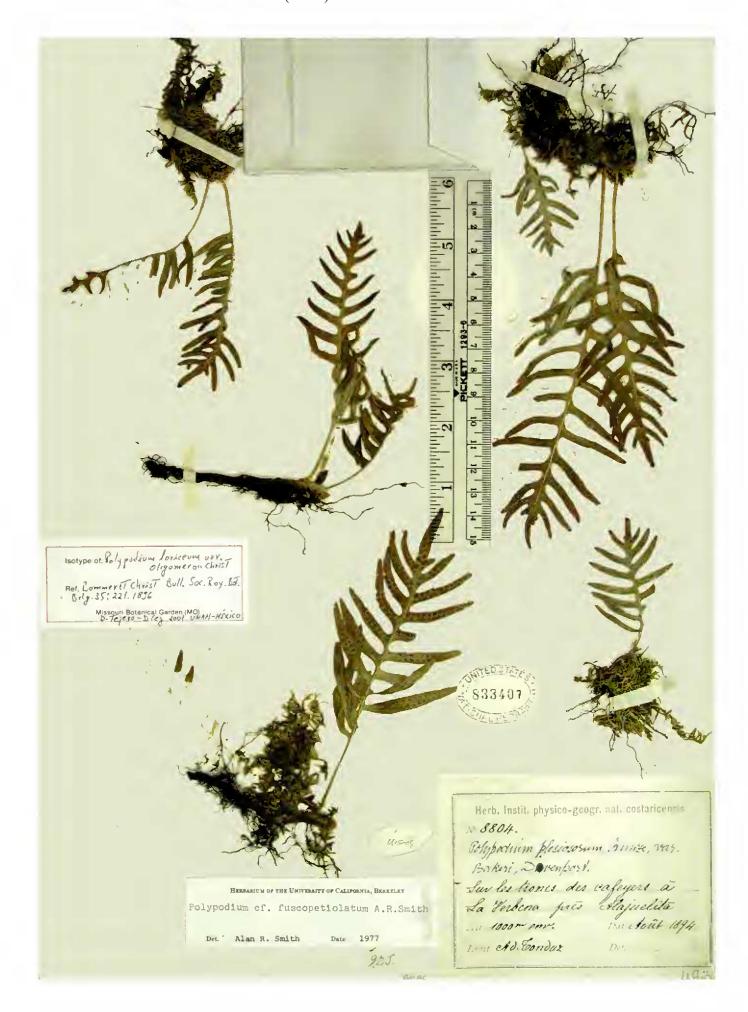


Fig. 5. *Polypodium colpodes* Kunze var. *oligomeron* (H. Christ in Bommer et H. Christ) Tejero. TIPO: Costa Rica, San José, la Verbena près Alajuelita, *L. Tonduz 8804* (ISOTIPO: US).

PANAMÁ. Chiriquí. La Garita, cerro Punta, R. Caballero 205 (MO).

Forma biológica y microambiente: epífita en troncos o ramas principales horizontales de árboles; rizomatosa de hojas separadas semierectas, tempranamente caducifolia (otoño). Se cita como rupícola.

Hábitat: generalmente en bosques de clima estacional, tal como el subtropical montano y de *Quercus* y en cultivos de montaña como cafetales, entre 1000 y 1850 m s.n.m.

Distribución: Honduras, Costa Rica y Panamá.

Discusión: es evidente la intención de Christ (en Bommer y Christ, 1896) de incluir en su diagnosis de *P. loriceum* L. var. *oligomeron* a *P. colpodes*, pues indicó que "Le type croit aux Antilles et du Mexique jusqu'au Chili". Sin embargo, la diagnosis de *P. loriceum* L. var. *oligomeron* referida a "planta pequeña, con pocos segmentos, estrechos, lineares, rectos y tejido coriáceo un poco glauco", más bien describe la morfología de poblaciones de *P. colpodes* que crecen en las montañas interiores de Centroamérica, sujetas a sequía estacional marcada.

3c. **P. colpodes** Kunze var. **venezuelense** Tejero var. nov. TIPO: Venezuela. Edo. Aragua, a few mi. S and SW of Colonia Tovar, 1856-7, *A. Fendler 242* (Holotipo P!; Isotipos BM!, MO!, YU). (Fig. 6).

A *P. colpodes* var. *colpodes* atque *P. colpodes* var. *oligomeron* rhizomatis squamis rubescentibus, laminis late ovatis (6:5), pinnis ascendentibus, longe attenuatis, acuminatis, segmento apicale segmentis lateralibus medianis simili, discrepat.

Rizomas esbeltos de 4.0 a 5.0 mm de diámetro; escamas del rizoma con el cuerpo apical suberecto a erecto, no flexuosas, lanceoladas, ovadas a orbiculares, cuspidadas, subuladas, planas o reduplicadas, (3.5) 5.2 (6.7) mm de longitud por (1.2) 1.5 (2.1) mm de ancho, membranosas, concoloras a sub-bicoloras de color castaño-anaranjado a ferrugíneas, ápice piliforme de 0.4 a 2 mm, margen entero o con papilas o dientecillos laxamente dispuestos e incluso algún cilio esporádico en la base. Hoja péndula a arqueada, 23 a 37 cm de longitud; pecíolo de tamaño mediano, de 1/3 a 2/5 del largo de la hoja, generalmente verde-pajizo a sub-bicoloro, glabro; lámina pinnatisecta, excepto el primer par de segmentos, anchamente ovada a oblonga, 18 a 20 cm de ancho, proporción ancho/longitud (4/5) 1/1 (3/1), ápice con un segmento subconforme de 4 a 9 cm de longitud; segmentos 8 a 13 pares, sursumcurrentes (excepto los basales), ascendentes (65 a 70°), oblongos a



Fig. 6. *Polypodium colpodes* Kunze var. *venezuelense* Tejero. TIPO: Venezuela. Caracas, Colonia Tovar, *A. Fendler 242* (HOLOTIPO: P)

lanceolados, largamente atenuados en dirección acrópeta, parte suprabasal oblonga a levemente constreñida, ápice acuminado, margen crenado; raquis y costa por lo general de color pajizo-verdoso o castaño brillante, glabrescentes a puberulentos en ambas superficies; vena principal laxamente puberulenta a glabrescente en ambas superficies, vénulas visibles a semivisibles; tejido herbáceo, verde claro a grisáceo, puberulento a glabrescente en ambas superficies. Soros circulares, de posición inframedia a media, 1.5 mm de diámetro. Esporangios sin epiparáfisis.

Ejemplares examinados: VENEZUELA. **Yaracuy**. Yaracuy a 4.2 millas NW Urachide entre Urachide y Duca, 10°12' N y 69°03' W, 16 nov. 1982, *A. R. Smith* 1345 (MO, UC). **Lara**. dpto. Iribarren, qda. Guamasire, 2 sept. 1984, *R. Rivero* 710 (UC), 711 (MO, UC). Jiménez, Parque Nal. Yacambú; 3 km E quebrada El Blanco, 09°43' N, 69°34' W, 24 oct. 1982, *G. Davidse y A. C. González 21069a* (MO). **Aragua**. sobre carr. a Choroní, 14 sept. 1940, *C. E. Chardon 144* (US). Sin datos de localidad: posiblemente Venezuela, *Moritz 191* (L), 194 (L; foto MICH!). NOTA: de acuerdo con A. R. Smith (com. pers., el 21 agosto 2003), esta variedad tiene una distribución mayor en Venezuela, como lo muestran los siguientes ejemplares: **Amazonas**. Manapiare, ca. Yutajé, *A. Fernández 9672* (PORT, UC). **Lara**. *Rivero y Ortega 320* (UC); *Rivero y Díaz 1328* (UC). **Portuguesa**. *Ortega y Aymard 2200* (UC); *A. Smith 1172* (UC). **Zulia**. *Zambrano 367* (UC).

REPÚBLICA DOMINICANA. **Azua**. Las Lagunas, 11 nov. 1912, *M. Fuertes 1854* (B).

GUAYANA FRANCESA. **Galbao**, Sector Sur, 03°35' N, 53°18' W, 22 jun. 1986, *J. J. de Granville 8899 et al.* (P).

Forma biológica: epífita rizomatosa (y ocasionalmente terrestre) de hojas péndulas a semierectas.

Habitat: termófila, en bosque montano bajo, bosque de montaña y bosque semideciduo, entre 110 y 1000 m s.n.m.

Discusión: plantas de esta variedad se determinaron como *Polypodium harpeodes* Link o *P. latipes* Langsd. et Fisch, ambos del complejo *P. loriceum* L. (con escamas del rizoma claramente clatradas). *Polypodium colpodes* var. *venezuelense* es muy parecido a *P. flagellare* de Costa Rica y Panamá, de la que se diferencia por tener un sólo par de pinnas en la base (vs. lámina pinnada), las escamas del rizoma rectas (vs. flageladas) y la lámina pilosa al menos en la costa (vs. glabra). La morfología de esta variedad, que se caracteriza por la menor cantidad

de segmentos, la forma alargada atenuada de éstos y la tendencia a alargar los entresegmentos, al parecer es propia de organismos del grupo de *P. plesiosorum* Kunze que crecen en el ambiente cálido húmedo, tal como ocurre también en *P. hispidulum* Bartlett.

4. **Polypodium eatonii** Baker, Syn. Fil. 2: 511. 1874. *P. ghiesbreghtii* D.C. Eaton, Proc. Amer. Acad. Arts 8: 618. 1873. nom. illeg., non Linden, 1867. *Goniophlebium eatonii* (Baker) Maxon, Contr. U.S. Natl. Herb. 16: 60. t. 33. 1912. TIPO: México, Chiapas, *A. B. Ghiesbreght 273* (Holotipo YU; Isotipos BM!, K!, NY!, foto P!).

Goniophlebium pringlei Maxon, Proc. U.S. Natl. Mus. 27: 954. t. 48. 1904. TIPO: México, Veracruz, cerca de Jalapa, *C. G. Pringle 11855* (Holotipo US!; Isotipo F!, GH!, MICH!, MO!, P!). (Fig. 7).

La descripción original y las encontradas en estudios florísticos (Conzatti, 1946; Smith, 1981; Mickel y Beitel, 1988 y Moran, 1995) registran contradicciones recíprocas con respecto a la coloración de las escamas del rizoma, la presencia de indumento en la hoja, proporción del tamaño del pecíolo con respecto a la longitud de la hoja, la presencia de un lóbulo en el par de pinas basales, el número de hileras de aréolas en el hemisegmento, división de la lámina, la textura del tejido y la visibilidad de las venas. La siguiente descripción podría auxiliar a comprender la variación de la especie:

Rizomas esbeltos, 2.0 a 4.5 mm de diámetro (5 a 7 mm cuando húmedo), glaucos, pruinoso-ceráceos; filopodios ortósticos, separados por 1.5 a 2.9 cm; escamas del rizoma recostadas o algo erectas, no flexuosas, cuerpo basal orbicular, ovado a lanceolado y la parte apical subulada, (2.8) 6.0 (9.5) mm de longitud y (0.4) 1.3 (2.0) mm de ancho, papiráceas, bicoloras con el cuerpo basal o la zona central castaña, o bien castaña en tonos rojizos, anaranjadas a ferrugíneas o negras y el resto de color marfil, ápice piliforme retorcido (de 0.3 a 1.3 mm), margen entero o frecuentemente eroso a repando con papilas dispersas principalmente hacia la base, superficie sin indumento o con papilas dispersas y plana o rugosa a ondulada. Hojas erectas a péndulas, 14 a 88 cm de longitud; pecíolo corto, de (1/10) 1/4 (1/2) del largo de la hoja, pajizo, brillante, glabro; lámina pinnatipartida y en ocasiones pinnatisecta en la parte proximal, deltada, ovada o lanceolada, generalmente ancha, proporción largo/ancho (1/5) 3/5 (4/5), ápice con un segmento subconforme hasta de 11 cm; segmentos (5) 9 (16) pares, triangulares (tipo escaleno-deltados) a oblongolanceolados, simétricos o los basales asimétricos, ápice redondeado a obtuso, margen entero a repando y plano o revoluto, el par basal opuesto, surcurrente y la porción basiscópica proximal lobada y traslapada al raquis o truncada sin lóbulo, en ángulo



Fig. 7. Polypodium eatonii Baker. TIPO: México, Chiapas, A. B. Ghiesbreght 273 (ISOTIPO: BM).

recto a descendentes hasta 120°, segmentos medios en ocasiones con un lóbulo inferior proximal que se traslapa con el segmento de orden inferior; costa pajiza, glabra en ambas superficies; venas glabras en ambas superficies, vénulas resaltadas u ocultas, anastomosadas, aréolas fértiles hasta el ápice, pentagonales y hexagonales, ocupando entre 59 y 75% del espacio entre la vena y el margen, areolas estériles dispuestas en una o dos hilera continuas (dependiendo del ancho del segmento); tejido de las láminas herbáceo, delgado a grueso, verde subglauco, glabro en ambas superficies. Soros de posición media, redondeados a oblongos, algunos al lado de la costa, grandes, 2.5 a 3.2 mm de diámetro. Esporangios excepcionalmente con epiparáfisis y pronto deciduos.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Veracruz. San Miguel El Soldado: San Miguel El Soldado (Rafael Lucio), 5 mzo. 1970, F. Ventura 649 (ENCB, MICH). Naolinco: en el mirador de la cascada de Naolinco, 19°40' N, 96°52' W, 11 oct. 1982, J. I. Calzada 60536 (XAL); Naolinco, 7 sept. 1973, F. Ventura 8918 (CHAPA, ENCB, MEXU, NY). Jilotepec: Esquilón, 11 oct. 1972, F. Ventura 7110 (CHAPA, ENCB, MEXU, NY); ibidem, 13 feb. 1975, F. Ventura 10945 (ENCB, MEXU, XAL); Zacatal, 8 feb. 1980, F. Ventura 16825 (CHAPA, ENCB, IEB, XAL); alrededores de El Esquilón, entre Jilotepec y Naolinco, 19°38'20" N, 96°56'29" W, 15 ene. 2002 D. Tejero-Díez 4317 (IZTA). Banderilla: rancho La Mesa, 6 abr. 1984, M. Palacios-Rios 3308 (XAL); rancho La Mesa al NW de Jalapa y ca. 1 km S de El Curck, 29 sept. 1992, P. Hietz y U. Seifert 529, 530 (XAL); cerca de Banderilla, 29 nov. 1976, F. Ventura 13664 (ENCB, IEB, MEXU, XAL); ca. 6 km NNW del centro de Jalapa, cuenca del río Sedeño, 19°35' N, 96°56'44" W, 15 ene. 2002, D. Tejero-Diez 4315 a,b,c,d (IZTA). Jalapa: cerro La Campana, ca. 2 km por la carr. antigua Jalapa a Coatepec, a 2 km de La Pitaya, 6 oct. 1993, P. Hietz y U. Seifert 546 (XAL); salto El Gato, 7 ene. 1980, F. Ventura 16699 (ENCB, IEB, MEXU, UAMIZ); a 3 km NE Jalapa, salto El Gato a lo largo del río Sedeño, 31 dic. 1973, D. S. Conant 781 et al. (GH). Teocelo: Teocelo, barranca Texolo, 7 ene. 1964, D. S. Correll y H. B. Correll 28782 (MEXU); La Barranca, 26 ene. 1976, F. Ventura 12519 (CHAPA, ENCB, UAMIZ). Ixhuacán: ca. 24 km SW de Coatepec, 8 ene. 1993, P. Hietz y U. Seifert 998 (XAL); Arenal, 15 mzo. 1980, F. Ventura 16945 (IEB, MEXU, UAMIZ). Puebla. Xicotepec de Juárez: 5 km al NE de Xicotepec, carr. a La Ceiba, 20°19' N, 97°48' W, 24 feb. 1987, G. Toriz A. et al. 285 (IEB, MEXU, XAL); ibidem, P. Tenorio 12600 (IEB, MEXU). Chiapas. Tenejapa: Sumidero Yochib de Pokolum, 11 jul. 1964, D. E. Breedlove 6210 (CAS, MICH); Tenejapa, s. f., G. Münch 61 (DS). San Cristóbal de Las Casas: San Cristóbal de Las Casas, 1906, G. Münch 1379 (P).

Forma biológica y microambiente: epífita sobre ramas y troncos de encinos; planta vigorosamente rizomatosa, colonial, de hojas erectas a péndulas, tardíamente caducifolia (febrero-abril).

Hábitat: planta mesofítica, en bosque mesófilo de montaña y en cañadas con río de la vegetación aledaña de bosque tropical caducifolio, de *Quercus*, de *Pinus-Quercus* y ripícola, entre los 950 y 1750 m s.n.m.

Distribución: México (Pue., Ver., Chis.).

Discusión: esta especie está restringida a unos cuantos sitios en México y en estos lugares su caracterización morfológica es sumamente plástica. En una misma área pueden existir individuos en sitios expuestos que desarrollan una hoja xeromorfa, y otros, en lugares protegidos y húmedos, desarrollando follaje higromorfo. En la descripción, los caracteres extremos pertenecen a una u otra clase de hoja. Las hojas con pecíolo corto, lámina ancha y de menor tamaño, pinnatisectas, pocos segmentos angostos, lóbulos basales en los primeros segmentos y traslapados al raquis y tejido grueso, representan el tipo xeromorfo, mismo que es muy parecido al de *Polypodium arcanum*; en este caso la planta de *P. eatonii* se distingue por ser glabra y presentar lóbulos en la parte basiscópica proximal de los segmentos. Las formas higromorfas se caracterizan por tener hojas alargadas, pinnatipartidas, con segmentos muy separados entre sí, anchos, con dos hileras de aréolas infértiles entre la vena y el margen, asimétricos y en ocasiones sin lóbulo aun en el par basal y tejido laminar delgado que deja ver las venas; en este último caso no se confunde con ninguna de las especies del grupo.

5. **Polypodium flagellare** H. Christ, Bull. Herb. Boissier 4: 660. 1896. TIPO: Costa Rica, Alajuela, Planos de Surubres, cerca de San Mateo al sur de Puntarenas (costa del Pacífico), julio 1890, *P. Biolley 2671* (Holotipo CR!; isotipo P!, fragmento US!).

Goniophlebium patens J. Sm., Bot. Voy. Herald 230. 1854. nom. ileg., non Sw., 1788. TIPO: Panamá; hacienda Sta. Rita, *B. C. Seemann s. n.* (Holotipo K!). (Fig. 8).

Esta especie se caracteriza por tener rizomas de 2.5 a 5.0 mm de diámetro (hasta 8.0 mm cuando húmedos); escamas del rizoma erectas, flexuosas, los cuerpos basales son orbiculares a anchamente ovados y las porciones apicales estrechamente lineares, (4.6) 6.8 (8.4) mm de longitud por (0.7) 1.2 (1.6) mm de ancho en la base, cartáceas, sub-bicoloras castaño-anaranjadas a rojizas oscuras en las áreas basalcentrales y el resto en tonos mezclados con color marfil, ápice largamente piliforme,

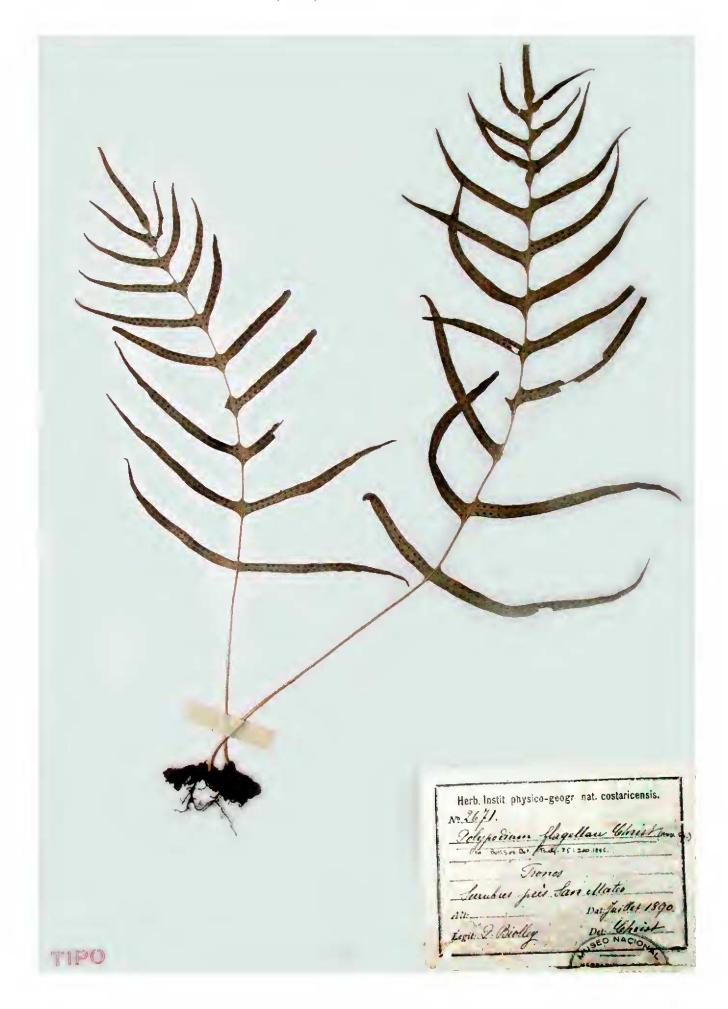


Fig. 8. *Polypodium flagellare* H. Christ. TIPO: Costa Rica, Alajuela, Planos de Surubres, cerca de San Mateo al sur de Puntarenas, *P. Biolley 2671* (HOLOTIPO: CR).

flexuoso, margen laxamente papilado a dentado, con los dientes alternos en dirección basiscópica, superficie sin indumento. Hojas erectas a péndulas, 8 a 64 cm de longitud; pecíolo largo, de (1/3) 2/5 (1/2) del largo de la hoja, pajizo, glabro; lámina pinnada excepto en la cuarta parte distal (en láminas de menor tamaño sólo se observa un par de pinnas y la porción apical con un segmento subconforme), deltada, ovada a anchamente oblonga, (15) 18 (30) cm de ancho, proporción ancho/longitud (3/5) 4/5 (6/5), la porción apical con un segmento subconforme; pinnas y segmentos (3) 8 (13) pares, oblongas a lanceoladas, cortamente sursumcurrentes, derechas o algo falcadas, largamente atenuadas hacia el ápice, ápice acuminado a agudo, margen microcrenado, crenado a repando, par de pinnas basales opuestas a subopuestas, ascendentes de 80 a 70°; raquis y costa de color pajizo a pajizo-castaño, opaco, glabros en ambas superficies, costa verdosa, glabra en ambas superficies, vénulas ocultas o algo visibles, anastomosadas, aréolas fértiles pentagonales y algunas hexagonales, ocupan 60 a 70% del espacio entre la vena y el margen, aréolas estériles irregulares; tejido herbáceo delgado a coriáceo, verde claro, glabro en ambas superficies. Soros de posición inframedia, redondeados, 1.5 a 2.0 mm de diámetro.

Ejemplares examinados: COSTA RICA. **Puntarenas**. Parrita: planos de Surubres (Pacífico este), 1890, *H. Pittier 2671* (P). Garabito: Parque Nal. Carará, sector Bijagual (Montaña de Jamaica), 09°45'20" N, 84°33'50" W, 28 dic. 2001. *D. Tejero-Díez 4306 y A. Rojas* (CR, INB, IZTA); ibidem, 8 jun.1995, *A. Rojas 1948* (CR). **San José**. San Pablo de Turrubares, 2 mzo. 1968, *L. D. Gómez 467* (CR); entre quebrada Azul y San Luis, 09°50'57" N, 84°27'16" W, 28 dic. 2001, *D. Tejero Díez 4305 y A. Rojas* (CR, INB, IZTA). Los Santos: San Luis, península Los Santos, cerca de El Cortezo entre Los Santos y Arenas "El Pavo", 25 jul.1933, *M. Valerio s. n.* (CR). Puriscal: San Martín camino al cerro Bola, 09°44'19" N, 84°23'26" W, 4 ene. 2002, *D. Tejero-Díez 4314 y A. Rojas* (CR, INB, IZTA).

PANAMÁ. Colón. Gamboa: Zona Canal, camino Pipeline, 14 millas NW pte. Gamboa, 26 sept. 1970, *T. B. Croat 12367* (MO). Panamá. Alajuela: río Chagres, 4 nov. 1917, *E. P. Killip 2681* (US); Fort Clayton, carr. 21 al N de Carolina, 1 abr. 1967, *R. L. Dressler 3093* (US); 11 millas de Cantón Panamá a Cerro Jefe, 14 jul. 1970, *P. Armond 447* (F); río Chivo-Chivo, 11 oct. 1917, *E. P. Killip 2570* (GH, US); entre Calzada Larga y Reforma, 9°12' N, 79°33' W, 17 jul. 1990, *M. H. Grayum y R. Evans 9869* (F, MO); cerca de Madden Dam, 13 ago. 1960, *J. E. Ebinger 865* (US); cerca de Madden Dam por camino Azote Caballo, ca. Alajuela, Zona del Canal, 27 nov. 1934, *C. W. Dodge 16567* (F, K, MO, NY, P, U); Zona del Canal, río Hondo, 24 ago. 1940, *H. H. Bartlett y T. Lasser 16834* (GH, MICH, MO). Parque Nal. George, 19 oct. 1965, *E. Tyson 1772* (MO); cerro Azul, 23 jun. 1972, *T. B. Croat 17317* (MO); Cruces to Panamá Trail, 25 nov. 1917, *E. P. Killip*

2695 (P). Coclé. Antón: 3 millas N El Valle de Antón, 7 jul. 1970, *P. Armond 360* (CR, F, MO); entre zona Margarita y El Valle, jul.-ago. 1938, *R. E. Woodson et al. 1735* (GH, NY, U, US); valle de Antón y cercanías, 25 jul.1935, *R. J. Seibert 457* (K). Veraguas. Los Santos, Montaña del S de Azuero a 10 km SW El Cortejo, 27 oct. 1978, *B. Hammel 5360* (CR, MO). Sin datos de localidad: *B. C. Seemann 1847* (BM).

Forma biológica: principalmente epífita en ramas altas de árboles; rizomatosa colonial, de hojas arqueadas a péndulas, tardíamente caducifolia (invierno).

Hábitat: especie termófila, localmente escasa, en bosque tropical perennifolio, subperennifolio y ripícola, en llanuras o baja montaña, entre 100 y 900 m s.n.m.

Distribución: Costa Rica y Panamá.

Discusión: Este es el único miembro del grupo de estudio que presenta la lámina pinnada en su mayor parte. Es posible que los ejemplares pequeños de esta especie, con un par de pinnas y dos a tres pares de segmentos, se confundan con *Polypodium colpodes* var. v*enezuelense*. La diferencia radica en el tipo de escama del rizoma flagelado (vs. rectos) y el carácter glabro de la lámina (vs. pubérula en costa y tejido).

CONCLUSIONES

De cinco especies y tres variedades propias de México y Centroamérica, una especie y una variedad son nuevas para la ciencia. Se formalizan cambios nomenclaturales en una especie y dos variedades y en el resto de los taxa se redefinen los límites morfológicos y su distribución geográfica. Las especies descritas componen un conjunto muy homogéneo pues comparten caracteres tales como la forma y coloración de las escamas del rizoma, tipo de aréolas fértiles y disposición de las estériles y la arquitectura foliar.

La redeterminación de numerosos ejemplares de herbario ha dado mayor precisión a la distribución geográfica de las especies. *Polypodium colpodes* es la de mayor amplitud geográfica, ya que está representada a partir de Sinaloa y a lo largo de la vertiente de barlovento de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y de Chiapas en México y continúa a través de la misma Sierra Madre en Guatemala y El Salvador. A partir del último país se establece también en las montañas hasta Colombia. En la vertiente del Mar Caribe y Antillas también se encuentran sus representantes. Generalmente esta especie habita en montaña a

elevaciones bajas y medias, en las zonas cálido-subhúmedas, cuya comunidad vegetal tiene clara continuidad florística entre México y Centro a Sudamérica (Lauer, 1968; Gómez, 1982). En Chiapas y Centroamérica P. colpodes presenta la mayor variación morfológica y probablemente P. castaneum en el lado del Pacífico de Guatemala y El Salvador y P. flagellare en el bosque tropical húmedo y subhúmedo en Costa Rica y Panamá están íntimamente relacionadas con dicha especie o con alguna de las variedades de la misma. Lo contrario ocurre con P. arcanum var. arcanum, restringido a México, principalmente en la zona templada subhúmeda de las montañas de la Sierra Madre Oriental, desde Nuevo León y Tamaulipas hasta Oaxaca. En el pasado reciente, esta última especie probablemente se dispersó a través de las laderas septentrionales del Eje Volcánico Transversal (ejemplar E. Carranza y E. Pérez 2649 (IEB), en Guanajuato) hasta Michoacán donde se originó P. arcanum var. bakeri, variedad que se ha colectado al norte y sur de la vertiente continental de la Sierra Madre Occidental, desde Durango hasta Guerrero. P. eatonii, muy relacionada a P. arcanum var. arcanum, está restringida a la región húmeda de Jalapa (Ver.) y Puebla y con una población disyunta, poco representada en herbarios, en Chiapas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de los estudios doctorales en la Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa del primer autor, bajo la asesoría de la segunda. Se agradece la beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología número 160253. Las gestiones de P. Dávila (Universidad Nacional Autónoma de México), B. Pérez (Universidad Autónoma Metropolitana plantel Iztapalapa), junto con O. M. Montiel, J. Solomon y M. Stiffer (Missouri Botanical Garden), permitieron consultar los ejemplares de herbarios norteamericanos y bibliografía en sus instituciones. Los curadores de los herbarios mencionados en el estudio, especialmente R. J. Johns (K), A. M. Paul (BM), F. Badré (P), P. A. Schäfer (MPU) y E. López (IZTA) atendieron eficazmente las solicitudes de visita y préstamos. J. T. Mickel, A. R. Smith y R. C Moran dieron opiniones sobre decisiones taxonómicas en este trabajo; A. Rojas y su esposa proporcionaron apoyo y guía en Costa Rica. Se agradece asimismo a L. Sandoval Morán por la compañía en excursiones y ayuda incondicional de trabajo técnico y secretarial, así como a J. Fernández Casas (Real Jardín Botánico de Madrid) por las traducciones al latín de las diagnosis y asesoría en botánica histórica. Finalmente las sugerencias editoriales de C. Delgadillo, A. R. Smith, F. Chiang y los editores de Acta Botanica Mexicana permitieron tener una adecuada presentación de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Ameneyro, G., R. Fernández Nava y Ma. de la L. Arreguín Sánchez. 1995. Clave para la identificación de géneros, especies y variedades de pteridófitas del estado de Querétaro, México. An. Esc. Nal. Cienc. Biol., Méx. 40: 11-82.
- Anthony, N. C.y E. A. C. L. E. Schlepe. 1985. x*Pleopodium* a putative intergeneric fern hybrid from Africa. Bothalia 15: 555-559.
- Bommer, J. E. y H. Christ. 1896. Filices. In: Durand, T. y H. Pittier (eds.). Primitiae florae costaricensis. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 35(1): 167-249.
- Conzatti, C. 1946. Flora taxonómica mexicana. Tomo I. Sociedad Mexicana de Historia Natural. México, D.F. 377 pp.
- Christensen, C. 1905-1906. Index filicum: enumeratio omnium generum (anno 1753-1905) specierumque filicum et Hydropteridum ab anno 1753 ad finen anni 1905 descriptorum. H. Hagerup. Copenhague. 745 pp.
- Christensen, C. 1913. Index filicum: Supplementum 1906-1912. H. Hagerup. Copenhague. 60 pp.
- Christensen, C. 1917. Index filicum: Supplément preliminaire pour les années 1913, 1914, 1915, 1916. H. Hagerup. Copenhague. 60 pp.
- Christensen, C. 1934. Index filicum: Supplementum tertium pro annis 1917-1933. H. Hagerup. Copenhague. 219 pp.
- Davenport, G. E. 1891. Filices mexicanae. IV. Garden and Forest 4(196): 155-156.
- de la Sota, E. R. 1965. Las especies escamosas del género *Polypodium* (s. str.) en Brasil. Revista Mus. La Plata, secc. Bot. 9: 243-271.
- de la Sota, E. R. 1966. Revisión de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L. Revista Mus. La Plata, secc. Bot. 10: 69-186.
- de la Sota, E. R. 1973. On the classification and phylogeny of the Polypodiaceae. In: Jermy, A. C. et al. (eds.). The phylogeny and classification of the ferns. J. Linn. Soc., Bot. 67(1): 229-244.
- Evans, A. M. 1963. New chromosome observations in the Polypodiaceae and Grammitidaceae. Caryologia 16: 671-677.
- Gómez, L. D. 1982. The origin of the pteridophyte flora of Central America. Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 548-556.
- Gómez, L. D. 1975. Contribuciones a la pteridología costaricense VIII: La hibridización en el trópico; *Microgramma* x *Polypodium* y *Polypodium aspidiolepis* Baker. Brenesia 6: 49-57.
- Greuter, W. (presidente), R. Barrie, H. M. Burdet, W. G. Chaloner, V. Demoulin, D. L. Hawksworth, D. P. M. Jørgensen, D. H. Nicolson, P. C. Silva, y P. Trehane (miembros del comité) y J. McNeill (secretario por el comité editorial). 2000. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Luis code). International Association for Plant Taxonomy-Koeltz Scientific Books. Königstein. 474 pp.
- Haufler, Ch. H., M. D. Windham, F. A. Lang y S. A. Whitmore. 1993. *Polypodium*. In: Flora of North America: Pteridophytes and gymnosperms. Vol. 2. Oxford University Press. Nueva York. pp. 315-423.

- Hensen, R.V. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum* complex (Filicales, Polypodiaceae). Nova Hedwigia 50(3-4): 279-336.
- Hennipman, E. P. 1986. The systematics of the Polypodiaceae (Filicales): posing the problems. Acta Bot. Neerl. 35: 115.
- Hennipman, E., P. Veldhoen y K. U. Kramer. 1990. Polypodiaceae. In: Kramer, K. U. y P. S. Green (eds. del volumen). Pteridophytes and gymnosperms. In: Kubitzki, K. (ed. gral.). The families and genera of vascular plants. Vol. 1. Springer-Verlag. Berlin. 404 pp.
- Jarrett, F. M. 1980. Studies in the classification of the leptosporangiate ferns –1. The affinities of Polypodiaceae sensu stricto and the Grammitidaceae. Kew Bull. 34: 823-835.
- Jarrett, F. M. 1985. Index filicum: supplementum quintum (pro annis 1961-1975). Clarendon Press. Oxford. 245 pp.
- Johns, R. J., P. J. Edward y R. E. G. Pichi-Sermolli (R. Linklater ed. gral.). 1996. Index filicum: supplementum sextum (pro annis 1976-1990). The Royal Botanical Gardens. Kew. 414 pp.
- Johns, R. J., P. J. Edwards, R. Davies y K. Challis (R. Linklater ed. gral.). 1997. Index filicum: supplementum septimum (pro annis 1991-1995). The Royal Botanical Gardens. Kew. 124 pp.
- Knobloch, I. W. y D. S. Correll. 1962. Ferns and fern allies of Chihuahua, Mexico. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 198 pp.
- Lauer, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América central. In: Geoecología de la región montañosa de las Américas tropicales. F. Duemmlers Verlag. Bonn. pp. 139-154.
- Li, J. 1977. Biosystematic analyses of the Hawaiian endemic fern species *Polypodium pellucidum* (Polypodiaceae) and related congenerics. Ph. D. thesis, Faculty of the Graduate School, University of Kansas. Kansas, U.S.A. 1-166 pp.+ 8 appendix.
- Lorea H., F. y E. Velázquez M. 1998. Pteridophyta. In: Diego Pérez, N. y R. Ma. Fonseca (eds.). Estudios florísticos en Guerrero 9. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 94 pp.
- Maxon, W. R. 1903. Studies of the certain Mexican and Guatemalan species of *Polypodium*. Contr. U.S. Natl. Herb. 8: 271-280.
- Maxon, W. R. 1916a. *Polypodium furfuraceum* and related species. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 557-579.
- Maxon, W. R. 1916b. *Polypodium squamatum* and its allies. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 579-596
- Maxon, W. R. 1916c. Studies of tropical American ferns: No 6. Contr. U.S. Natl. Herb. 17: 541-608.
- Mickel, J. T. 1987. Liebmann's Mexican ferns: His itinerary, a translation of his "Mexico Bregne", and a reprinting of the original work. Contr. New York Bot. Gard. 19: 1-174.
- Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1987. Notes on x*Pleopodium* and *Pleopeltis* in tropical America. Amer. Fern J. 77: 16-27.

- Mickel, J. T. y J. M. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. Mem. New York Bot. Gard. 46: 1-568.
- Mickel, J. T. 1992. Pteridophytes. In: McVaugh, R. (W. M. Anderson gen. ed.). Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 17: 120-467. Univ. Michigan Herb. Ann Arbor.
- Moran, R. C. 1995. *Polypodium* L. In: Moran, R. C. y R. Riba (eds.). Psilotaceae a Salviniaceae. Flora Mesoamericana. Vol 1. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum. México D.F. pp. 349-365.
- Neuroth, R. 1996. Biosystematik und Evolution des *Polypodium vulgare*-Komplexes (Polypodiaceae, Pteridophyta). Dissert. Bot. 256: 1-209.
- Palacios Rios, M. 1995. Pteridofitas del estado de Veracruz, México. Tesis de maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 362 pp.
- Pichi-Sermolli, R. E. G., F. Ballard, R. E. Holttum, H. Ito et al. 1965. Index filicum: Supplementum quartum (pro annis 1934-1960). International Association for Plant Taxonomy. Utrecht. pp. 226-251.
- Price, M. G. 1983. *Pecluma*, a new tropical American fern genus. Amer. Fern J. 73: 109-116.
- Riba, R., L. Pacheco, A. Valdés y Y. Sandoval. 1996. Pteridoflora del estado de Morelos. Lista de familias, géneros y especies. Acta Bot. Mex. 37: 45-65.
- Rödl-Linder, G. 1990. A monograph of the fern genus *Goniophlebium* (Polypodiaceae). Blumea 34: 277-423.
- Smith, A. R. 1980. New taxa and combinations of pteridophytes from Chiapas, Mexico. Amer. Fern J. 70: 15-27.
- Smith, A. R. 1981. Pteridophytes. In: Breedlove, D. E. (ed.). Flora of Chiapas. Vol. 2. California Academy of Sciences. San Francisco. 130 pp.
- Stolze, R. G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala. Part II: Polypodiaceae. Fieldiana, Bot. n.s. 6: 1-522.
- Tejero-Díez, D. 1998. Pteridoflora del occidente del estado de México, México. Tesis Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 142 pp. y I-X ap.
- Tryon, R. M. y A. F. Tryon. 1982. Ferns and allied plants, with special reference to tropical America. Springer-Verlag. Nueva York. i-xii, 857 pp.
- Tryon, R. M. y R. G. Stolze. 1993. Pteridophyta of Peru. Part V. 18. Aspleniaceae 21. Polypodiaceae. Fieldiana, Bot. n.s. 32: 1-90.
- Wagner, W. H. y F. S. Wagner. 1975. A hybrid polypody from the New World tropics. Fern Gaz. 11: 125-135.
- Weatherby, C. A. 1922. The group of *Polypodium lanceolatum* in North America. Contr. Gray Herb. 65: 3-14.
- Weatherby, C. A. 1939. The group of *Polypodium polypodioides*. Contr. Gray Herb. 124: 22-35
- Weatherby, C. A. 1947. *Polypodium lepidopteris* and its relatives in Brazil. Contr. Gray Herb. 165: 76-82.

Wiggins, I. L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford. 1025 pp. Windham, M. D. 1993. New taxa and nomenclatural changes in the North American fern flora. Contr. Univ. Michigan Herb. 19: 31-61.

Recibido en julio de 2002. Aceptado en abril de 2004.